
22900239669



LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

VON

L. HERMANN.

DREIZEHNTE, DURCHGEHENDS UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE.

Mit 245 in den Text eingedruckten Abbildungen.

BERLIN 1905.
VERLAG VON AUGUST HIRSCHWALD.
NW. UNTER DEN LINDEN 68.

9643

Vorwort zur dreizehnten Auflage.

Die vorliegende Auflage hat eine weit umfassendere Umgestaltung erfahren, als die meisten ihrer Vorgängerinnen; dieselbe erstreckt sich sogar auf die Reihenfolge der Kapitel, insofern die animalischen Funktionen *vor* die vegetativen gestellt sind. Auch im Unterricht erscheint es zweckmäßiger mit jenen zu beginnen; die meisten Lehrer der Physiologie bezeichnen, glaube ich, den animalischen Teil als den ersten, und legen dadurch den Studierenden nahe, ihn vor dem vegetativen zu hören. Beiläufig bemerkt wäre es im Interesse der akademischen Freizügigkeit ungemein wichtig, über die Verteilung beider Abschnitte auf das Sommer- und Wintersemester eine alle Universitäten deutscher Zunge umfassende Vereinbarung zu treffen, und es erscheint fast wunderbar, daß trotz der Ueberzahl von Zusammenkünften dies Problem noch nicht in Angriff genommen ist.

Einer Rechtfertigung bedarf vielleicht der neu hinzugekommene Abschnitt „*Physikalische Vorbemerkungen*", welcher sich der schon früher vorhandenen chemischen Einleitung an die Seite stellt. Dieser Abschnitt soll die zerstreuten physikalischen Erläuterungen, welche bisher, wie auch in anderen physiologischen Lehrbüchern, einzelnen Kapiteln beigegeben waren, vereinigen. Den äußeren Anlaß hierzu gab der Umstand, daß früher manches Physikalische unnatürlich verteilt war, z. B. Akustisches auf die Kapitel über Stimme und über Gehör. Bei der Vereinigung aller physikalischen Exkurse stellte sich aber von selbst das Bedürfnis ein, dieselben etwas abzurunden und zu vervollständigen, obwohl kaum etwas hineingelangt ist, auf das nicht irgendwo im Text Bezug genommen wäre. Der Umfang dieses Abschnittes ist immerhin gering, und daß er nicht dazu bestimmt ist, ein Lehrbuch der Physik zu ersetzen, leuchtet schon daraus ein, daß alle experimentellen Tatsachen als bekannt vorausgesetzt sind, und der Hauptwert auf Vermittlung theoretischen Verständnisses gelegt wird. Infinitesimale Ableitungen ließen sich nicht vollständig vermeiden; durch kleineren Druck ist aber angedeutet, daß der Unkundige sie ohne allzu-

grossen Schaden überschlagen kann. Erfreulicher allerdings wäre es, wenn recht viele Mediziner und Aerzte sich dadurch zu dem Entschlusse anregen ließen, sich durch Unterricht oder Selbststudium in die höhere Analysis einführen zu lassen, ein Schritt, der gar nicht besonders schwierig und doch unendlich fördernd ist.

Denjenigen, welchen trotzdem dieser Teil etwas befremdend erscheint, möchte ich in die Erinnerung zurückrufen, daß dieses Lehrbuch seiner Zeit auch dadurch etwas Befremden erregte, daß es das erste medizinische Werk war, welches (in seiner zweiten Auflage, 1867) die damals den Medizinern noch ganz fremde Konstitutionslehre in Strukturmodellen vorführte.

Im übrigen wurde wie bisher Wert darauf gelegt, das tatsächliche Material möglichst vollständig, wenn auch kurz, wiederzugeben, was freilich bei der enormen Häufung der Angaben, welche vielfach nicht unangefochten sind, immer schwieriger wird. Aber eine schematisierende Darstellung, mit Hintansetzung der Details, wie sie vielleicht manchem, wenigstens für den Anfänger, angemessen erscheint, ist heute nicht mehr ersprießlich; vor 42 Jahren, als die erste Auflage dieses Buches erschien, entsprach sie dem damaligen Standpunkte unsrer Disziplin, welche erst kurz vorher durch J. Müller, die Gebr. Weber, Helmholtz, du Bois-Reymond, Ludwig, Brücke in die Reihe der exakteren Wissenschaften eingetreten war. Damals schien fast jedes Problem der Lösung ganz nahe, heute sind wir zufrieden, wenn wir uns durch Detailarbeit ein wenig mehr auf eine in weiter Ferne schwebende Erkenntnis vorbereiten. Diese Umgestaltung unsrer Anschauungen und Erwartungen mußte auch in dem Charakter der dreizehn Bearbeitungen dieses Buches ihren Ausdruck finden.

Schließlich hebe ich noch hervor, daß die Literatur nur bis zum Schluß des Jahres 1902 vollständig berücksichtigt werden konnte. Besondere Sorgfalt ist auf Vervollkommnung des Sachregisters behufs schneller Orientierung gelegt worden.

Zu großem Danke bin ich verpflichtet: Herrn Dr. Ellinger für die Durchsicht der chemischen Vorbemerkungen und mannigfache Ratschläge in dieser Richtung, Herrn Professor Dr. Zander für die Durchsicht des Kapitels über Entwicklung, Herrn Dr. Weiss und Herrn Dr. Gildemeister für ihre Unterstützung bei der Korrektur.

Sterzing in Tirol, im August 1904.

Hermann.

Inhalt.

Seite

Vorwort III
Einleitung 1
Physikalische Vorbemerkungen 8
I. Prinzip der Energie 8
II. Aus der Wärmelehre. Erster Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie 12
III. Thermische Beziehungen der Gase 13
IV. Zustandsänderungen. Kreisprozesse. Zweiter Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie 15
V. Lösungen fester Körper. Osmotischer Druck. Diffusion 19
VI. Osmotische Eigenschaften der Gase. Lockere Gasbindungen . . . 22
VII. Stationäre Bewegung von Flüssigkeiten und Gasen 26
VIII. Nicht stationäre Bewegungen 29
IX. Elastische Schwingungen. Schall 31
X. Reflexion und Brechung des Lichtes 39
XI. Farbenzerstreuung durch Brechung 54
XII. Polarisation des Lichtes. Anisotropie 55
XIII. Stationäre elektrische Ströme 58
XIV. Leitungswiderstände und Elektrolyse 64
XV. Flüssigkeitsketten 67
XVI. Elektrolytische Polarisation 70
XVII. Beobachtung elektrischer Ströme 71
XVIII. Messung von Potentialdifferenzen (Spannungen) und von Stromstärken 73
XIX. Galvanische Zeitmessung (Pouillet'sche Methode) 75
XX. Stromenergie und Stromwärme 75
XXI. Thermoelektrische Ströme 76
XXII. Induktion 76
XXIII. Kapazität. Kondensatoren. Elektrische Schwingungen 80
Chemische Vorbemerkungen 82
Elemente. Allgemeines 82
A. Anorganische Verbindungen 84
B. Stickstofffreie organische Verbindungen 85
1. Kohlenwasserstoffe 85
2. Alkohole, Phenole, Aldehyde, Ketone 86
3. Säuren 87
4. Aether und Ester 89
C. Stickstoffhaltige organische Verbindungen 91
1. Ammoniakbasen 91
2. Amino- und Diaminosäuren 92
3. Stickstoffhaltige Kohlensäurederivate und deren Abkömmlinge . 95
4. Tierische Farbstoffe 99
D. Kohlehydrate 101
1. Pentosen 101
2. Hexosen 101

Seite
3. Disaccharide 102
4. Polysaccharide 103
Anhang. Stickstoffhaltige Glykoside 103
E. Proteinsubstanzen 104
1. Eigentliche Eiweißkörper 106
2. Nähere Umwandlungsprodukte der eigentlichen Eiweißkörper . 107
3. Erste Spaltungsprodukte der Eiweißkörper 107
4. Eiweißähnliche Stoffe oder Albuminoide 107
5. Proteide 108
6. Enzyme 109

Erster Abschnitt. Die Bewegungsorgane und die tierische Bewegung 111

1. Kapitel. Die Zelle und ihre Funktionen 111
I. Morphologisches 112
II. Die Lebenserscheinungen der Zelle 113
1. Bewegungserscheinungen 114
a. Bewegungen des Zellkörpers selbst 114. b. Bewegungen innerhalb des Protoplasmas und seiner Ausläufer 115. c. Bewegung von Zellanhängen, Flimmerbewegung 116.
2. Wärme- und Lichterzeugung durch Zellen 118
3. Elektrizitätsentwicklung 119
4. Chemische Erscheinungen und Lebensbedingungen 119
a. Die chemische Zusammensetzung 119. b. Der Stoffumsatz 120.
5. Spezielle Funktionen des Zellkerns 121
III. Lebensdauer und Fortpflanzung 122
IV. Theoretisches 123

2. Kapitel. Allgemeine Physiologie der Muskeln 124
Geschichtliches 124.
I. Die quergestreiften Muskeln 125
1. Die mechanischen Eigenschaften in der Ruhe 125
2. Die optischen Eigenschaften in der Ruhe 127
3. Die Zusammenziehung des Muskels 128
a. Die Formveränderung im allgemeinen 128
b. Die mikroskopische Erscheinungsweise 128
c. Wirkung eines Einzelreizes. Die Zuckung 129
d. Zwei Reize nach einander 132
e. Viele Reize nach einander. Tetanus 133
f. Die natürliche anhaltende Kontraktion 134
g. Die Fortpflanzung der Verkürzung längs der Fasern . . . 135
h. Die Kraft, Verkürzungsgröße und Arbeit des Muskels (bei maximaler Erregung) 136
4. Die Erregung des Muskels 140
a. Die direkte und indirekte Erregbarkeit 140
b. Die direkt erregenden und erregbarkeitsändernden Einwirkungen 140
1) Elektrische Einwirkungen 140. 2) Thermische Einwirkungen 143. 3) Mechanische Einwirkungen 144. 4) Chemische Einwirkungen 144. 5) Einwirkung des Nerven 145.
c. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgröße . . . 145
1) Allgemeine Gesetze 145. 2) Spezifische Erregbarkeit 146.
d. Die Ermüdung und Erholung; das Muskelgefühl 147
Ursache der Ermüdung 148. Muskelempfindungen 148.
5. Lebensbedingungen und Absterben 149
a. Der isolierte Muskel 149
b. Die Abhängigkeit von Kreislauf und Atmung 149

Seite
c. Die Abhängigkeit vom Nervensystem und vom Gebrauch . . 150
d. die Totenstarre 151
6. Thermische Erscheinungen am Muskel 153
a. Bei der Kontraktion 153
b. Bei der Erstarrung 154
7. Galvanische Erscheinungen am Muskel 155
Geschichtliches 155.
a. Erscheinungen am ruhenden Muskel 155
1) Verletzte Muskeln. Ruhender Muskelstrom oder Demarkationsstrom 155. 2) Unversehrte Muskeln 157. 3) Einfluß der Temperatur 158.
b. Erscheinungen am tätigen Muskel 158
1) Die negative Stromesschwankung verletzter Muskeln 158. 2) Der Aktionsstrom unversehrter Muskeln 160. 3) Die sekundäre Zuckung und der sekundäre Tetanus 162.
c. Leitungswiderstand und Polarisierbarkeit des Muskels . . 163
Anhang. Leitungswiderstand und Kapazität des menschlichen Körpers 165.
d. Die Ursachen der galvanischen Muskelwirkungen 166
1) Die physiologischen Potentialdifferenzen 166. 2) Die physikalische Natur der Potentialdifferenzen 167.
8. Chemie und chemische Erscheinungen des Muskels 168
a. Die chemische Zusammensetzung 168
b. Der Stoffumsatz in der Ruhe 169
c. Der Stoffumsatz bei der Erstarrung 169
d. Der Stoffumsatz bei der Tätigkeit 170
e. Natur der chemischen Prozesse im Muskel 172
9. Zur Theorie der Muskeltätigkeit 173
II. Der Herzmuskel 174
III. Die glatten Muskeln 174
3. Kapitel. Die Bewegungen des Skeletts und die Lokomotion 177
Geschichtliches 177.
I. Die Mechanik des Skeletts 177
1. Die Synchondrosen (Symphysen) 177
2. Die Gelenke 177
a. Die Formen der Gelenkflächen und die Drehaxen 178
b. Die Haftmechanismen 179
c. Die Hemmungsmechanismen 179
II. Die Wirkung der Muskeln 180
III. Das Stehen 183
Sitzen 187.
IV. Das Gehen und Laufen 187
V. Das Schwimmen 192
VI. Das Fliegen 194
4. Kapitel. Die Stimme und die Sprache 195
Geschichtliches 195.
I. Die Stimme 195
1. Die stimmbildenden Vorrichtungen 195
2. Die Stimmbildung 199
3. Note, Klang und Register der Stimme 200
4. Umfang, Note und Tongenauigkeit der Stimme 201
Anhang. Mundpfeifen. Tierstimmen. 202
II. Die Sprache 203
1. Die Vokale 203
a. Die Bildung der Vokale 203
b. Das Wesen und die Reproduktion der Vokale 204
2. Die Konsonanten 209

Seite
3. Das Sprechen 213

Zweiter Abschnitt. Die Auslösungsorgane (Nervensystem und Sinnesorgane) und die Empfindung 215

5. Kapitel. Allgemeine Physiologie der Nerven 215
Geschichtliches 215.
I. Die Nervenleitung 216
1. Die Grundgesetze der Nervenleitung 216
2. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung 218
II. Die Erregung des Nerven 219
1. Elektrische Einwirkungen 219
a. Die elektrische Reizung im allgemeinen 219
b. Die Erregbarkeitsänderungen durch den Strom (Elektrotonus) 220
c. Das Zuckungsgesetz und das polare Erregungsgesetz . . . 222
d. Der Einfluß der Streckenlänge und des Durchströmungswinkels 223
e. Der Einfluß der Durchströmungsdauer 224
α. Sehr kurze Ströme 224. β. Sehr langdauernde Ströme. Tetanisierende Wirkungen 225.
f. Superposition von Stromesschwankungen auf bestehende Ströme 226
g. Die Erregung durch Induktion, Entladungen und Wechselströme 227
2. Thermische Einwirkungen 229
3. Mechanische Einwirkungen 230
4. Chemische Einwirkungen 231
5. Die natürliche Nervenerregung 231
6. Quantitative Beziehungen der Nervenerregung 231
7. Ermüdbarkeit 232
III. Die Lebensbedingungen des Nerven 233
1. Das Absterben ausgeschnittener Nerven 233
2. Der Einfluß der Nervenzentra 233
3. Die Regeneration durchschnittener Nerven 234
IV. Die am Nerven selbst auftretenden funktionellen Erscheinungen . 236
1. Galvanische Erscheinungen an den Nerven 236
a. Erscheinungen in der Ruhe 236
b. Erscheinungen bei der Tätigkeit 237
c. Leitungswiderstand und Polarisation des Nerven 239
d. Der Elektrotonus 239
2. Chemische Erscheinungen am Nerven 241
V. Zur Theorie der Nervenfunktion 242
VI. Die verschiedenen Arten von Nervenfasern 245
Zentrifugale Fasern 245. Zentripetale, interzentrale Fasern, Nervenstämme 246.
Anhang. Die elektrischen Fische 247

6. Kapitel. Die nervösen Zentralorgane mit Einschluß der speziellen Nervenphysiologie 249
Geschichtliches 249.
I. Allgemeines. Neuronenlehre 251
II. Das Rückenmark und seine Nerven 253
1. Der Bau des Rückenmarks in physiologischer Hinsicht . . . 253
Allgemeine Uebersicht 253. Neuronen des Rückenmarks 256.
2. Die Rückenmarksnerven und der Bell'sche Lehrsatz 258
Abweichungen vom Bell'schen Lehrsatz 258. Funktionen der Spinalnerven 259.
3. Das Rückenmark als Leiter zum Gehirn 259
a. Durchschneidungsversuche 260
b. Reizversuche 261
4. Die Reflexfunktion des Rückenmarks 263

Seite

a. Die geordneten Reflexe 263
b. Die Reflexkrämpfe 265
c. Gesetzmäßigkeiten der Reflexe 266
d. Die Reflexauslösung und die Reflexzeit 266
e. Die Irreziprozität der Reflexe 268
f. Die Einwirkung des Gehirns auf die Reflexe und die Reflexhemmung 268
5. Automatische Funktionen des Rückenmarks. Zentrale Reize . 269
6. Theorie der Rückenmarksfunktionen 271
7. Die Lokalisierung der spinalen Zentra 274
III. Das Gehirn und seine Nerven 275
1. Anatomische Vorbemerkungen 275
a. Allgemeines über die Fortsetzung der Rückenmarksbestandteile 275
b. Speziellerer Ursprung der Hirnnerven 278
c. Selbständige graue Massen des Hirnstammes 281
d. Das Großhirn 282
2. Die Funktionen der Hirnnerven 284
3. Die Funktionen des Kopfmarks 287
a. Beziehungen des Kopfmarks zu seinen eigenen Nerven . . 288
b. Beziehungen des Kopfmarks zu Rückenmarkszentren . . . 288
1) Das Atmungszentrum 288. 2) Das allgemeine Reflexzentrum (sog. Krampfzentrum) des Kopfmarks 289. 3) Das Gefäßzentrum und andere Zentra 290.
c. Sonstige Funktionen des Kopfmarks 291
4. Die Funktionen des Zwischen-, Mittel- und Hinterhirns . . . 291
5. Die Funktionen des Großhirns 296
a. Morphologische Beziehungen 296
b. Die seelische Funktion des Großhirns im allgemeinen . . 298
c. Die Lokalisierung der Großhirnfunktionen 299
1) Allgemeines 299. 2) Motorische Bezirke 299. 3) Sensuelle und assoziative Bezirke 303. 4) Speziellere psychische Lokalisationen 306.
d. Die Reaktion und die bewußte Handlung 307
e. Der Schlaf 309
f. Zeitliche Verhältnisse der psychischen Funktionen 311
1) Die Reaktionszeit 312. 2) Die Wahrnehmungszeiten 313. 3) Die Ueberlegungs- und Entschlußzeit (Wahlzeit) 315. 4) Kompliziertere psychische Prozesse 316. 5) Die Zeitempfindung (der Zeitsinn) 316.
IV. Chemie, Ernährung und Druckverhältnisse des Zerebrospinalorgans . 317
a. Die chemische Zusammensetzung 317
b. Die Abhängigkeit von Kreislauf, Atmung und Temperatur . 318
α. Warmblüter 318. β. Kaltblüter 319.
c. Die Hirnbewegungen und der Hirndruck 320
V. Das sympathische Nervensystem 321
1. Anatomische Vorbemerkungen 321
2. Physiologisches 323
7. Kapitel. Die Sinnesorgane 326
A. Das Gemeingefühl und die Hautempfindungen 326
Geschichtliches 326.
I. Allgemeines über das Empfindungsvermögen 327
II. Der Tastsinn 328
1. Allgemeines 328
2. Das absolute Empfindungsvermögen 329
3. Die Unterschiedsempfindlichkeit und das psychophysische Gesetz 330
4. Das Lokalisationsvermögen und die Empfindungskreise . . . 332
III. Der Temperatursinn 335

Seite
IV. Die Organe der Hautempfindungen und Weiteres über dieselben . 337
V. Die Bewegungsempfindungen 339
B. Der Geschmackssinn 341
I. Das Geschmacksorgan und die Geschmacksnerven 341
II. Die Geschmackserregung 343
C. Der Geruchssinn 345
I. Das Geruchsorgan und die Geruchsnerven 345
II. Die Geruchserregung 346
D. Der Gehörsinn 349
Geschichtliches 349.
I. Das Gehörorgan im allgemeinen 349
II. Die Funktionen des äußeren Ohres 350
III. Die Funktionen des mittleren Ohres 351
1. Das Trommelfell und die Gehörknöchelchen 351
2. Die Paukenhöhle, die Tuba Eustachii und die inneren Ohrmuskeln 353
3. Die Schallleitung im mittleren Ohr 355
IV. Die Funktionen des inneren Ohres 357
1. Nervenendigungen im Labyrinth 357
2. Die Funktionen der einzelnen Labyrinthteile 359
3. Die Nervenerregung beim Hören 362
V. Die Schallwahrnehmung 363
1. Die Wahrnehmung der Intensität 363
2. Die Wahrnehmung der Tonhöhe 365
a. Die Tonempfindung und ihre Grenzen 365
b. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen 366
3. Die Wahrnehmung der Klangfarbe und des Geräuscharakters 367
4. Die Erscheinungen bei gleichzeitigem Erklingen mehrerer Töne 367
5. Theorien der Ton- und Klangwahrnehmung 369
a. Die einfache Tonempfindung 369
b. Die Wahrnehmung der Klangfarbe 370
6. Die Konsonanz und die Dissonanz 372
7. Das An- und Verklingen und die Ermüdung des Ohres . . . 373
8. Subjektive und entotische Gehörempfindungen 374
9. Das Hören mit beiden Ohren und die Lokalisation des Schalles 375
VI. Die Schutzorgane des Ohres 376
E. Der Gesichtssinn 376
Geschichtliches 376. Allgemeines 378.
I. Die Abbildung der Gegenstände im Auge 379
1. Die optischen Konstanten des Auges 379
a. Die Schematisierung des dioptrischen Apparates 379
b. Die Bestimmungsmethoden für die Konstanten 381
c. Die Werte der Konstanten 383
2. Die Kardinalpunkte des Auges und das reduzierte Auge . . . 383
3. Die Netzhautbilder 385
4. Die Akkommodation 386
a. Bereich derselben und Grenzen des deutlichen Sehens. Emmetropie 386
b. Die Ametropie 388
c. Der Mechanismus der Akkommodation 390
5. Die Iris und die Pupille 393
a. Muskeln und Nerven der Iris 393
b. Physiologisches Verhalten der Pupille 395
α) Beziehungen zum Auge selbst 395. β) Beziehungen zu anderen Funktionen 396.
6. Die Reflexion im Auge und der Augenspiegel 396
7. Der Grad der Vollkommenheit des dioptrischen Apparates . . 400
a. Chromatische Abweichung 400

Seite
b. Sphärische Aberration 401
c. Periskopie 402
d. Asymmetrien der brechenden Flächen. Astigmatismus . . 402
e. Zentrierungsabweichungen 402
II. Die Erregung der Licht- und Farbenempfindung 403
1. Der Ort der Erregung 403
2. Veränderungen der Netzhaut selbst durch Licht 405
a. Die Veränderung der Farbe 405
b. Morphologische Veränderungen 406
c. Galvanische Vorgänge 407
3. Die Lichtempfindungen 407
a. Die Helligkeitsempfindung 408
b. Die Farbenempfindung 410
1) Begriff und Grenzen 410. 2) Die Farbenmischung 412.
c. Die Nachbilder und der sukzessive Kontrast 414
d. Der simultane Kontrast 415
e. Theorien der Licht- und Farbenempfindung und der Kontraste 416
1) Allgemeines 416. 2) Die Young-Helmholtz'sche Theorie 416. 3) Die Hering'sche Theorie 418. 4) Spezielle Organe für Farbenunterscheidung 420.
III. Die Wahrnehmung der Gegenstände 421
1. Das uniokuläre Gesichtsfeld 421
2. Die Empfindungskreise der Netzhaut, die Gesichtslinie und die Sehschärfe 422
3. Die optischen Instrumente 424
4. Die Irradiation 426
5. Entoptische Erscheinungen 427
6. Erscheinungen durch nicht optische Reize 428
7. Subjektive Erscheinungen 429
IV. Die Bewegungen der Augäpfel 430
1. Die Stellungs- und Bewegungsgesetze 430
2. Die Wirkung der Augenmuskeln 434
3. Die motorische Korrespondenz beider Augen 435
V. Das binokuläre Sehen 436
1. Die Korrespondenz beider Netzhäute 437
2. Die Lage der identischen Punkte und der Horopter 439
3. Die Doppelbilder 444
4. Die Wahrnehmung der Tiefendimension und die Stereoskopie 444
a. Das körperliche Sehen 444
b. Das Stereoskop 446
c. Der stereoskopische Glanz 449
VI. Das Augenmaß 450
1. Die Schätzung der Entfernung und der Größe 450
2. Die Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene . . 451
VII. Die Ernährung und der Schutz des Auges 453
1. Der Blutlauf im Augapfel 453
2. Die Chemie und der Umsatz der Augenmedien 454
3. Der intraokuläre Druck 456
4. Die Augenlider 457
5. Der Tränenapparat 458
Anhang. Gegenseitige Einflüsse der Sinnesorgane 459

Dritter Abschnitt. Physiologie der Ernährung und der tierischen Wärme 460

8. Kapitel. Das Blut und seine Bewegung 460

A. Das Blut 460
1. Allgemeine Uebersicht der Blutbestandteile 460

Seite
2. Die roten Blutkörper 462
1) Gestalt und mechanische Eigenschaften 462
2) Anzahl, Volum und Oberfläche 464
3) Chemische Bestandteile 465
a. Der Farbstoff 465
1. Zusammensetzung und Krystallform 465. 2. Verhalten zu Gasen 466. 3. Optische Eigenschaften 467. 4. Zersetzungen 468.
b. Die übrigen Bestandteile der roten Blutkörper 470
3. Die farblosen Blutkörper und andere Formbestandteile . . . 470
4. Das Blutplasma 471
a. Die Blutgerinnung und das Fibrin 471
b. Die übrigen Bestandteile des Plasmas (Bestandteile des Serums) 474
5. Quantitative Zusammensetzung des Blutes 474
6. Blutmenge 476
7. Transfusion fremden Blutes 477
8. Allgemeine Bedeutung des Blutes 477
B. Die Blutbewegung 478
Geschichtliches 478.
1. Allgemeine Uebersicht der Blutbewegung 479
2. Die Herzbewegung 481
A. Die Mechanik des Herzschlages 481
a. Der Bau des Herzens 481
b. Die Pumpwirkung des Herzens 483
c. Die Herztöne 488
d. Der Herzstoß und die äußere Kardiographie 489
B. Die Kontraktilität und Innervation des Herzens 490
a. Die Herznerven 490
1) Hemmende (verlangsamende und schwächende) Herznerven 490. 2) Beschleunigende und verstärkende Herznerven 492. 3) Vasomotorische und trophische Herznerven 493. 4) Sensible Herznerven 493.
b. Die Auslösung des Herzschlages 493
1) Nutritive Bedingungen der Herztätigkeit 493. 2) Einfluß der Temperatur, Spannung u.s.w. 494. 3) Besondere Eigenschaften des Herzmuskels 495. 4) Ursprung der automatischen Pulsationen 497.
c. Die Pulsfrequenz 500
3. Die Blutströmung in den Gefäßen 501
A. Die Mechanik der Blutbewegung 501
a. Allgemeines 501
b. Die Erscheinungen an den Arterien 504
1) Der Blutdruck 504. 2) Der Arterienpuls 505. 3) Die respiratorische Druckschwankung 508.
c. Die Erscheinungen an den Venen 509
d. Die Erscheinungen an den Kapillaren 510
e. Die zeitlichen Verhältnisse des Kreislaufs 512
1) Die Umlaufsdauer 512. 2) Die strömenden Volumina und die Herzarbeit 512. 3) Die Stromgeschwindigkeit in einzelnen Gefäßen 514.
f. Die Wirkung der Schwere auf den Kreislauf 516
B. Die Kontraktilität und Innervation der Gefäße 516
1) Arterienverengernde Nerven (Vasomotoren) 517
2) Arterienerweiternde Nerven (Vasodilatatoren) 518
3) Nerven der Venen und der Kapillaren 519
4) Gefäßzentra und deren Erregung 519
Das Gefäßzentrum im Kopfmark 519. Spinale Gefäßzentra 521.

Seite
5) Direkte Reaktionen der Gefäße 521
6) Die allgemeinen Regulationsverhältnisse des Kreislaufs . 522
Anhänge zur Kreislaufslehre 523
9. Kapitel. Die Atmung 524
Geschichtliches 524. Wesen der Atmung 525.
I. Die chemischen Vorgänge bei der Atmung 525
1. Die Blutgase 525
2. Die Chemie der Lungenatmung 529
a. Qualitative Feststellung 529
b. Quantitative Bestimmung 530
c. Die Mechanik des Gasaustausches 533
3. Die Haut- und die Darmatmung 535
4. Die innere Atmung 536
5. Der respiratorische Quotient und die Umsetzung in den Geweben 538
6. Atmung veränderter Luft und fremder Gase 539
II. Die Mechanik der Atmungsorgane 540
1. Die Atmungsorgane im allgemeinen 540
2. Die Lungen und der Brustkasten 540
3. Die Atembewegungen 542
a. Die Inspiration 543
b. Die Exspiration 544
c. Mechanische Wirkungen der Atembewegungen 545
4. Die zuleitenden Luftwege und die Bronchien 549
5. Der Rythmus und die Innervation der Atembewegungen. Die Erstickungserscheinungen 550
a. Der Rythmus der Atmung 550
b. Das Atmungszentrum und seine Erregung 551
Nervöse Einflüsse auf das Atmungszentrum 554.
10. Kapitel. Die Absonderungsvorgänge und ihre Produkte 556
Geschichtliches 556.
I. Der Absonderungsvorgang im allgemeinen 557
1. Die Absonderungsorgane 557
2. Die Absonderungsvorgänge 558
3. Die Absonderungsnerven 559
4. Galvanische Eigenschaften der Drüsen 560
II. Die einzelnen Drüsenabsonderungen 561
A. Die Verdauungssäfte 561
1. Der Speichel und der Mund- und Rachenschleim 561
Absonderung des Speichels und des Schleims 563
2. Der Magensaft 565
Absonderung des Magensaftes 566
3. Der Pankreassaft oder Bauchspeichel 569
Absonderung des Bauchspeichels 569
4. Der Darmsaft 571
Absonderung des Darmsaftes 572
5. Die Galle 572
Absonderung der Galle 573
B. Der Harn 577
1. Die Zusammensetzung des Harns 577
Zufällige Harnbestandteile 579
2. Die Absonderung des Harns 582
Ursprung der Harnbestandteile 582
Mechanismus und Menge der Absonderung 584
Einflüsse des Nervensystems 586
3. Die Herausbeförderung des Harns 587
4. Die Bedeutung der Harnsekretion 590
C. Die Hautabsonderungen und die Milch 591

Seite
1. Der Schweiß 591
Absonderung des Schweißes 591
2. Der Hauttalg 593
3. Die Milch 594
Absonderung der Milch 596
D. Andere Drüsensekrete 598
Tränen 598. Prostatasekret 598.
E. Rückblick auf die Sekretionsvorgänge 598
III. Drüsen ohne Ausführungsgang 599
1. Die Schilddrüse 599
2. Die Nebennieren 600
3. Andere Organe 601
IV. Die Höhlenflüssigkeiten, Parenchymsäfte und Parenchyme 602
11. Kapitel. **Die Verdauung, Aufsaugung und Blutbildung** 604
Geschichtliches 604.
I. Die Mechanik des Verdauungsapparates 604
1. Die Vorgänge im Munde 605
2. Das Schlucken 607
Innervation des Schluckens 610.
3. Die Mechanik des Magens 611
4. Die Darmbewegung 614
5. Die Kotentleerung 618
II. Der Chemismus der Verdauung und die Aufsaugung durch die Digestionsschleimhaut 618
1. Allgemeines 618
2. Einfache Lösungsvorgänge 620
3. Verdauung und Resorption der Kohlehydrate 621
4. Verdauung, Fäulnis und Resorption der Eiweißstoffe, Albuminoide und Proteide 622
5. Verdauung und Resorption der Fette 626
6. Andere Umsetzungen im Darmkanal 628
7. Verhinderung der Selbstverdauung 629
8. Die Exkremente und die Darmgase 630
III. Die Assimilation der Verdauungsprodukte 631
1. Allgemeines 631
2. Die Beziehung der Leber zu den Kohlehydraten 632
a. Der Zucker- und Glykogengehalt der Leber und anderer Gewebe 632
b. Herkunft und Schicksal des Glykogens 633
c. Der Diabetes 635
IV. Aufsaugungsvorgänge außerhalb des Verdauungsapparates 637
V. Die Lymph- und Blutbildung 638
1. Die Lymphe und der Chylus, und deren Bewegung 638
2. Die Blutbildung 641
a. Das lymphatische Retikulum 642
b. Das Knochenmark 642
c. Die Milz 643
d. Andere Bildungsstätten 644
12. Kapitel. **Der Stoffwechsel des Gesamt-Organismus** 645
Geschichtliches 645.
1. Die Maße des Stoffverbrauches 647
2. Einfluß der Nahrung auf den Stoffverbrauch 648
a. Der Hungerzustand 648
b. Zufuhr von Eiweiß allein 649
c. Zufuhr von Leim oder Kollagen allein 650
d. Zufuhr von Fetten oder Kohlehydraten allein 650
e. Zufuhr von Eiweiß mit Fetten oder Kohlehydraten . . . 651

Seite
f. Einfluß der Wasser- und Salzzufuhr 651
3. Einfluß der Atmung auf den Stoffverbrauch 652
4. Einfluß der Temperatur auf den Stoffverbrauch 653
5. Einfluß der Leistungen auf den Stoffverbrauch 654
6. Einige andere Einflüsse auf den Stoffverbrauch 654
7. Zur Theorie des Stoffumsatzes 655
Die Fettbildung 657.
8. Der Stoffersatz durch die Nahrung 659
a. Die Ernährungstriebe 659
b. Begriff und Quelle der Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel . 660
c. Funktionelle Einteilung der Nahrungsstoffe 661
d. Quantitativer Nahrungsbedarf 662
e. Die wichtigsten Nahrungs- und Genußmittel 664
13. Kapitel. Die Wärmebildung und die Temperatur des Körpers . . . 666
Geschichtliches 666.
1. Die Temperaturen des Körpers 667
a. Warmblüter und Kaltblüter 667
b. Messung und Verteilung der Temperatur beim Warmblüter 667
c. Temperatur der Kaltblüter 669
d. Abhängigkeit der Innentemperatur von äußeren und funktionellen Einflüssen 669
2. Die Wärmeproduktion 670
a. Größe derselben 670
b. Die Quellen der tierischen Wärme 673
1) Die tierischen Verbrennungsprozesse 673. 2) Die Reibung 675.
3. Thermodynamik des arbeitenden Organismus 675
4. Die Wärmeausgabe 677
5. Der Wärmehaushalt und die Erhaltung der konstanten Temperatur 677
a. Die innere Ausgleichung der Temperaturen 677
b. Die regulatorischen Einrichtungen 679
1) Selbsttätige Regulation der Wärmebildung 679. 2) Selbsttätige Regulation der Wärmeausgabe 680. 3) Willkürliche und instinktive Regulationen 681.
6. Die Grenzen der Körpertemperatur im Leben 682
Abnorm hohe Körpertemperaturen bei Warmblütern 682
Abnorm niedrige Körpertemperaturen bei Warmblütern, Winterschlaf 683
7. Verhalten der Temperatur nach dem Tode 684
Vierter Abschnitt. Die Fortpflanzung und die zeitlichen Veränderungen des Organismus 685
14. Kapitel. Die Zeugung 685
Geschichtliches 685.
1. Die Fortpflanzung im allgemeinen 686
2. Die Zeugung durch Teilung und Knospung 688
3. Die geschlechtliche Zeugung 688
4. Das Ei und seine Lösung 689
a. Das Ei und der Eierstocksfollikel 689
b. Weibliche Pubertät, Menstruation und Brunst 691
5. Der Samen, seine Bereitung und Entleerung 694
a. Samen, Hoden und männliche Pubertät 694
b. Die Erektion und die Ejakulation 697
6. Die Begattung und Konzeption 699
7. Die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge innerhalb des Eies . 701
8. Die äußeren Schicksale des befruchteten Eies und die Geburt . 704

Seite

15. Kapitel. Die Entwicklung im Ei und nach der Geburt 707
Geschichtliches 707.
1. Allgemeines 708
2. Die Furchung 709
3. Die Anlage der Keimblätter und des Embryos 710
4. Die Anlage der wichtigsten Organe bei höheren Tieren . . . 713
a. Die Trennung des Embryos vom Reste der Keimblase. Darm- und Leibeswand 713
b. Das Medullarrohr 714
c. Das Wirbelsystem 715
d. Das Mesenterium, der Wolff'sche Kanal und das Darmrohr . 715
e. Das Gefäßsystem 716
f. Das Amnion, das Chorion, die Allantois und die Plazenta . 718
g. Die Kiemenbögen, Extremitäten etc. 721
5. Speziellere Ausbildung der einzelnen Organe 722
a. Das Nervensystem und die Sinnesorgane 722
b. Der Darm, die anliegenden Drüsen und die Lungen . . . 724
c. Das Gefäßsystem 726
d. Die inneren Harn- und Geschlechtsorgane 727
e. Die äußeren Kanalöffnungen und deren Anhangsapparate . 729
6. Chronologie der Embryonalentwicklung 731
7. Die Entwicklungsvorgänge nach der Geburt 731
8. Der Tod 733

Sachregister 735
Berichtigungen 763

Einleitung.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den regelmäßigen Vorgängen in den lebenden Wesen, den Pflanzen und Tieren. Zu den letzteren zählt auch der Mensch, dessen Physiologie den eigentlichen Gegenstand dieses Buches bildet. Unsere Kenntnisse über die Physiologie des Menschen sind aber zu einem großen Teile durch Untersuchungen an Tieren gewonnen, und nur durch Analogieschlüsse auf den Menschen übertragen, so daß der Titel dieses Buches vielleicht am richtigsten lauten würde: Physiologie der höheren Klassen des Tierreiches mit besonderer Berücksichtigung des Menschen.

Die Erscheinungen des Lebens müssen vor allen Dingen festgestellt werden, wozu in erster Linie die Beobachtung dient. Unmittelbar lehrt uns dieselbe jedoch nur einen kleinen Teil der Lebenserscheinungen kennen. Die meisten spielen sich im Inneren des Organismus ab, und können selbst der einfachsten Beobachtung nur durch Eingriffe in den normalen Gang des Lebens, z. B. Eröffnung von Körperhöhlen, zugänglich gemacht werden. Jede unter willkürlich herbeigeführten Umständen angestellte Beobachtung heißt ein Experiment. Das Gebiet des Experimentes erstreckt sich aber viel weiter, als auf die bloße Hinwegräumung natürlicher Beobachtungshindernisse; die Kunst des Experimentierens besteht vielmehr darin, in den natürlichen Verlauf der Dinge so einzugreifen, daß möglichst bestimmte Fragen an die Natur gestellt und ihre Beantwortung erzwungen wird. Ein solches Eingreifen, durch Einführung willkürlich beherrschbarer Bedingungen, verträgt auch der Organismus, zum Teil ohne jede Gefährdung, zum Teil freilich nur unter Opfern an Tierleben. Von großer Wichtigkeit ist es, daß viele Organe, namentlich kaltblütiger

Tiere, einen großen Teil ihrer Lebenseigenschaften auch im isolierten Zustande längere Zeit beibehalten. Immerhin muß bei der Uebertragung so gewonnener Resultate auf den unversehrten Zustand große Vorsicht beobachtet werden, bis genau festgestellt ist, welche Veränderungen das Organ durch die Isolierung erlitten hat.

Sowohl die einfache wie die experimentelle Beobachtung beruht auf sinnlicher Wahrnehmung. Ein großer Teil der Lebenserscheinungen bietet sich unmittelbar den Sinnen dar, andere bedürfen zur Feststellung besonderer Hilfsmittel. Sehr kleine Gegenstände werden erst erkennbar, wenn ihr Gesichtswinkel durch Mikroskope vergrößert wird. Galvanische Vorgänge können wir überhaupt nicht unmittelbar wahrnehmen, sondern müssen sie erst durch das Galvanometer dem Auge, oder durch das Telephon dem Ohre zugänglich machen. Absolute Temperaturen kann unser Temperatursinn nicht erkennen; das Thermometer macht sie dem Auge wahrnehmbar. Die Zusammensetzung der Farben und die Polarisation des Lichtes sind dem Auge nicht direkt sichtbar, sondern erst mit Hilfe des Prismas und des analysierenden Nicols zu erkennen.

Zur Feststellung der zeitlichen Aufeinanderfolge der Erscheinungen ist die graphische Registrierung ein unschätzbares Hilfsmittel, welches von Watt erfunden und von Helmholtz, Ludwig und Marey in die Physiologie eingeführt worden ist. Ihre Vorzüge liegen in der Kontinuierlichkeit der Beobachtung, in der dokumentarischen Feststellung der Resultate und in der beliebig genauen Analyse der zeitlichen Aenderung. Sie gestaltet sich am einfachsten, wenn der zu beobachtende Vorgang in einer gradlinigen Bewegung besteht; man hat nur eine Schreibfläche in einer zur Bewegung vertikalen Richtung mit gleichförmiger Geschwindigkeit an einem der bewegten Punkte vorbeizuführen; letzterer zeichnet dann eine Kurve, deren Abszissen die Zeiten, deren Ordinaten die Lagen des Punktes angeben. Auch nicht gleichförmige, ja sogar ganz unregelmäßige Bewegungen können zur Verschiebung der Schreibfläche verwendet werden: die Abszissen sind dann nicht den Zeiten selbst proportional, sondern gewissen Funktionen derselben, welche aus dem Gesetze der verwendeten Bewegung berechnet werden können. Wo dieses nicht bekannt ist, graduiert man die Abszissenaxe empirisch nach Zeiten, indem man ein Sekundenpendel Marken verzeichnen oder für feinere Einteilung eine schwingende Stimmgabel oder Zunge eine Sinuskurve (S. 32) schreiben läßt. — Durch einfache Kunstgriffe kann man auch Druck- oder Volumänderungen graphisch darstellen, erstere z. B. durch Manometer mit einem schreibenden Schwimmkörper im offenen Schenkel (Kymographion), letztere, indem man das mit Luft oder Flüssigkeit gefüllte Objekt mit einem Zylinder mit leichtem Kolben kommunizieren läßt und die Bewegungen des Kolbens registriert (Plethysmograph); auch kann man das Objekt in eine mit Luft oder Flüssigkeit gefüllte starre Kapsel einschließen, welche mit einem Plethysmographen verbunden ist. Viele Bewegungen lassen sich durch ihren Druck auf eine Gummikapsel registrieren, welche durch Luftdruckübertragung eine Gummimembran mit Schreibhebel auftreibt (Marey's Pantograph). Auch andere Vorgänge als Bewegungen lassen sich graphisch registrieren, indem man sie künstlich in Bewegungen umsetzt; Temperaturänderungen z. B. kann man durch ihre ausdehnende Wirkung in Volumänderungen eines Luftquantums verwandeln, und diese in eben angegebener Weise aufschreiben. Im Wesen der graphischen Registrierung liegt es, daß sie nur Aende-

rungen in der *Zeit* darstellt, die Abszissen der gewonnenen Kurven also Zeiten bedeuten; je schneller die Bewegung der Schreibfläche, um so mehr erscheinen die zeitlich rasch aufeinander folgenden Phasen getrennt, um so genauer wird also die zeitliche Analyse. Durch Kunstgriffe kann man jedoch auch andere Abhängigkeiten, außer denjenigen von der Zeit, graphisch darstellen, z. B. die Abhängigkeit der Muskellänge von den dehnenden Gewichten: man braucht nur das Gewicht proportional der Zeit wachsen zu lassen (durch Einfließen von Quecksilber in ein belastendes Hohlgefäß), damit die Abszissen der erhaltenen Kurve, welche eigentlich Zeiten bedeuten, zugleich Lasten darstellen. Ein anderes Verfahren besteht darin, daß man durch die Vorschiebung der Schreibfläche den schreibenden Muskel mittels eines Hebels immer stärker spannt; in der erhaltenen Kurve bedeuten dann die Abszissen Spannungen, die Ordinaten die zugehörigen Längen. Kurven der letzteren Art, wie überhaupt alle graphischen Aufzeichnungen, in welchen gleichzeitig zwei Vorgänge in zwei zu einander senkrechten Richtungen registrierend wirken, nennt man *Indikator-Diagramme*. In neuerer Zeit ist auch die Photographie vielfach zur Registrierung benutzt worden (vergl. die Abschnitte über Muskelzuckung, Muskelelektrizität, Gangbewegung, Sprachlaute, Arterienpuls etc.).

Die durch Beobachtung und Experiment an den tierischen Organismen festgestellten objektiven Lebenserscheinungen sind folgende:

1. *Selbständige Bewegung*, sowohl grobe Massenbewegung des Gesamtkörpers, der Glieder, der Eingeweide, als auch Bewegungen kleinster, nur dem Mikroskop zugänglicher Körperelemente.

2. *Wärmeproduktion*, vermöge welcher die Tiere im allgemeinen wärmer sind, als ihre Umgebung.

3. *Elektrizitätserzeugung*, bei den elektrischen Fischen zu starken Wirkungen entwickelt, welche zu Angriff und Verteidigung dienen; bei den übrigen Tieren nach außen fast unmerklich, d. h. nur durch feinere galvanometrische Hilfsmittel nachweisbar.

4. *Lichterzeugung*, nur bei gewissen Tierarten nachgewiesen, hier entweder an der ganzen Körperoberfläche oder nur in besonderen Leuchtorganen entwickelt.

5. *Gesetzmäßige Veränderungen der Körperform*, sowohl im Großen, als in den kleinsten Teilen: hierzu gehören auch die morphologischen Prozesse der Bildung und Abgabe geformter Bestandteile, aus welchen neue Individuen hervorgehen, d. h. die *Fortpflanzung*.

6. *Veränderungen des Stoffbestandes*, zunächst darin sich kundgebend, daß das Tier beständig Stoffe aufnimmt und Stoffe aus seinem Körper abgibt. Eine Vergleichung der wichtigsten aufgenommenen und ausgegebenen Stoffe zeigt folgendes:

Aufgenommene Stoffe:	Ausgegebene Stoffe:
Sauerstoffgas	Kohlensäuregas
Eiweißstoffe	Ammoniakverbindungen (Harnstoff etc.)
Kohlehydrate	Salze
Fette	Wasser
Salze	
Wasser	

Aus der Vergleichung beider Seiten ergibt sich, daß die Elemente der Einnahmen und Ausgaben dieselben sind, daß aber namentlich der Kohlenstoff und der Wasserstoff den Körper in oxydierteren Verbindungen (Kohlensäure, Wasser) verlassen, als sie aufgenommen werden, daß also chemische Umsetzungen im Organismus stattfinden, deren wesentlicher Charakter Oxydation ist.

Die Pflanze zeigt, so verschieden auch ihr äußeres Verhalten von dem des Tieres ist, im wesentlichen dieselben Lebenserscheinungen, allerdings mit starkem Zurücktreten der selbständigen Bewegung. Daneben aber besitzen die grünen Pflanzenteile die wichtige Funktion, im Lichte Kohlensäure, Wasser etc. zu reduzieren, indem sie Sauerstoffgas ausscheiden und organische, synthetisch hergestellte Verbindungen von C, H etc. in sich ablagern.

Man hat vielfach diejenigen Funktionen des Tieres, welche auch der Pflanze zukommen, als vegetative bezeichnet, als animalische dagegen die spezifisch tierischen, welche weiter gehen sollen als die bloße Erhaltung des Individuums und der Art. Indessen ist diese Aufstellung nicht ganz durchführbar, da, abgesehen von den höheren geistigen Leistungen des Menschen, auch die sog. animalischen Funktionen wesentlich der Erhaltung dienen.

Als spezifisch tierisch darf man dagegen die besondere Ausbildung der Reaktion auf Einwirkungen der Außenwelt und den damit in innigem Zusammenhang stehenden Besitz eines Nervensystems bezeichnen. Unter Reaktion versteht man Lebensäußerungen der oben bezeichneten Arten, oder Veränderungen derselben, welche durch Einflüsse der Außenwelt, sog. Reize, hervorgerufen werden, und zwar nicht als grob physikalische oder chemische Folge. Das tierische Gebilde (in gewissem Grade auch das pflanzliche) entwickelt dabei selbständig Energie, und setzt nicht etwa nur die zugeführte Reizenergie in solche um; der Reiz wirkt vielmehr nur auslösend (s. physik. Vorbem. 6). Das Nervensystem ist ein Apparatenkomplex, welcher es ermöglicht, daß die Reize nicht nur auf die von ihnen getroffenen Organe wirken, sondern auch in entfernten

Teilen Reaktionen auslösen können. Die zur Aufnahme der äußeren Reize bestimmten Organe des Nervensystems heißen Sinnesorgane.

An die Vorgänge des Nervensystems ist endlich die Erscheinung des Bewußtseins geknüpft, welches von den Eindrücken auf die Sinne Notiz nimmt (Empfindung) und die Reaktionen begleitet und zum Teil — wenigstens scheinbar — beeinflußt (Wille). Objektiv läßt sich zwischen bewußter und unbewußter Reaktion keine Grenze ziehen, so daß die Ueberzeugung, daß jedes Tier mit Bewußtsein und Seelentätigkeiten begabt ist, nur auf einem Analogieschluß beruht.

Aufgabe der Physiologie ist nicht allein die Feststellung, sondern auch die Erklärung der Erscheinungen des Lebens. Je nach dem Stande der allgemeinen Naturwissenschaften wird das Ziel der Erklärungsbemühungen, d. h. die Befriedigung des Kausalitätsbedürfnisses, verschieden weit gesteckt werden.

Die Naturerscheinungen auf ihre letzten Ursachen zurückzuführen ist überhaupt unmöglich. Selbst wo große Erscheinungskomplexe aus einem einfachen, mathematisch ausdrückbaren Gesetz abgeleitet worden sind, wie die Planetenbewegung aus dem Gesetz der Abhängigkeit der Massenbeschleunigung vom Quadrate der Entfernungen (Gravitationsgesetz), ist das Gesetz nichts Anderes, als der kürzeste beschreibende Ausdruck der Erscheinungen selbst (G. Kirchhoff).

Bis in die Mitte dieses Jahrhunderts hinein galt Vielen eine Lebenserscheinung genügend erklärt, wenn sie als Aeußerung der sogenannten Lebenskraft hingestellt war; so bezeichnete man eine Summe von Gesetzmäßigkeiten, welche nur in lebenden Wesen gültig sein sollten, und gelegentlich mit den Gesetzen der unorganischen Natur in Widerspruch stehen konnten. Wenn aber neben der Physik der unbelebten Natur gleichsam eine Metaphysik der belebten existierte, so konnte die Hoffnung, in letztere einzudringen, nur äußerst gering sein, weil jeder experimentelle Eingriff die Lebensäußerung zu gefährden und also aus dem zu erforschenden Gebiete der Lebenskraft unvermerkt in das ganz heterogene der unorganischen Physik überzuführen drohte. So galt denn die Erforschung der Lebenskraft als unmöglich, und Viele beschränkten sich auf die Aufzählung ihrer Aeußerungen, d. h. eben der Lebenserscheinungen.

Dieser forschungslähmende Standpunkt (Vitalismus) wurde allmählich um so mehr aufgegeben, je mehr es glückte, Lebenserscheinungen als notwendige und gesetzmäßige Folge aus gegebenen physikalischen und chemischen Bedingungen zu erkennen. Am frühesten gelang dies bei solchen Vorgängen, in welchen nur die Wirkungen der Leistungen von Organen, z. B. der Kontraktion von Muskeln, der Leitung von Nerven,

der Absonderung von Drüsen, zu verfolgen waren, ohne diese Leistungen selbst zu erklären. Der erste große Schritt dieser Art war die Entdeckung des Blutkreislaufs durch Harvey; es folgte die Erklärung der Lokomotion, der Atmung, der Verdauung, der Stimmbildung u. s. w. in ihren hauptsächlichen Erscheinungen. Das strengste physikalische Denken war hier vereinbar mit durchaus vitalistischen Anschauungen über die Leistungen der Elementarorgane selbst.

Erst im letzten Jahrhundert begann schärfere Betrachtung auch über die letzteren Platz zu greifen, infolge einer Reihe glücklicher Untersuchungen über die Physik und Chemie einzelner Organe, vor Allem aber seit der Erkenntnis des wichtigen Naturprinzips von der Erhaltung der Energie durch Rob. Mayer, Joule und Helmholtz, welchem gleich bei der ersten Begründung eine ganz allgemeine Gültigkeit auch für die belebten Wesen zugesprochen wurde. Gleich anfangs wurde in der tierischen Wärmebildung das Resultat der im tierischen Körper erfolgenden Verbrennungsprozesse und die Wiedergewinnung derjenigen Arbeit erkannt, welche die Sonne verrichtet hatte, als sie in der vom Tiere verzehrten Pflanze durch Zerlegung unorganischer Produkte verbrennliche organische Substanzen und Sauerstoff schuf. Von nun ab entstand die Aufgabe, für alle tierischen Arbeiten die Quelle in solchen chemischen Umsetzungen zu suchen, bei welchen Spannkraft, d. h. aufgesammelte Arbeit, wieder in Arbeit verwandelt wird, sei es durch wirkliche Verbrennung, sei es durch andere Atomumlagerungen, bei welchen stärkere Affinitäten als vorher gesättigt werden. Hierdurch gewann, zugleich mit der Aussicht auf Verständnis der tierischen Leistungen, auch die chemische Zergliederung des Organismus eine tiefere Bedeutung, und die Physiologie betrachtete es fortan als ihre Aufgabe, die Lebensvorgänge auf physikalische und chemische Vorgänge in den kleinsten Teilen zurückzuführen.

Wie weit dies wirklich gelingen wird, läßt sich nicht übersehen; zum mindesten erscheint es zweifelhaft, ob die bis jetzt bekannten Naturgesetze zur Erklärung aller materiellen Lebenserscheinungen (die psychischen erscheinen naturwissenschaftlicher Behandlung ganz unzugänglich) ausreichen werden. Es läßt sich nicht leugnen, daß vom Leben der Elementarorgane, der Zellen, fast noch nichts begreiflich ist, und daß die sog. morphologischen Erscheinungen vorläufig anscheinend hoffnungslose Rätsel darstellen. Aber ein strenger, logischer Grund, eine absolute Erkenntnisschranke an der Grenze des Zelllebens zu statuieren, wie es der sog. Neo-Vitalismus tut, existiert nicht; auch dieser Standpunkt ist

forschungslähmend und hat keinerlei Nutzen. Nur das Verständnis des Bewußtseins muß als absolut hoffnungslos bezeichnet werden.

Die anatomischen Einrichtungen sowohl, als die Verrichtungen aller Teile des Organismus machen auf jeden unbefangenen Betrachter den Eindruck höchster Zweckmäßigkeit für die Erhaltung des Individuums und seiner Art; selbst in den Reaktionen des Tieres auf die Außenwelt, und auch da, wo psychische Prozesse mitspielen, zeigt sich im allgemeinen eine Zweckmäßigkeit im genannten Sinne. Durch einen höchst glücklichen Gedanken Charles Darwin's ist diese Zweckmäßigkeit ihres transszendentalen Charakters entkleidet und auf ein Gesetz zurückgeführt worden, welches seinerseits freilich gänzlich unerklärt ist, aber doch in das Forschungsgebiet der Physiologie hineingehört. Dies ist das Gesetz der Vererbung, nach welchem in der Nachkommenschaft alle Eigenschaften des Erzeugers sich bis in die kleinsten Details, jedoch mit einer gewissen quantitativen Schwankungsbreite, wiederholen. Jede durch diese Schwankungen zufällig bei einem Individuum hervorgerufene Variation von Form oder Verrichtung setzt gleichsam einen neuen Mittelpunkt für die Schwankungsbreite seiner Nachkommenschaft. In jeder Generation werden aber gewisse Eigenschaften ihren Besitzern Vorteile für die Erhaltung oder Fortpflanzung, und andere wieder Nachteile bringen, so daß jede vorteilhafte Variation mehr Aussicht hat, auf eine große Zahl von Individuen vererbt zu werden, und nach dem gleichen Prinzip sich durch die Verschiebung des Schwankungsmittelpunktes weiter zu entwickeln. So unmerklich diese Einwirkung in einer kleineren Zahl von Generationen sein mag, so unwiderstehlich mächtig wird sich ihr Einfluß in ungeheuren Zeiträumen geltend machen; er wird die Form und Eigenschaften nach den verschiedensten Richtungen gänzlich verändern können, und stets Geschöpfe hervorbringen, welche bis in die feinsten Einzelheiten den gegebenen Umständen angepaßt, d. h. zweckmäßig organisiert sind.

Da die Vorgänge des tierischen Körpers auf das Mannigfachste ineinandergreifen, und eigentlich kein einziges Gebiet vollständig erörtert werden kann, ohne vieles aus anderen Gebieten als bekannt vorauszusetzen, ist es unmöglich, einen streng systematischen Gang bei der Darstellung der Physiologie innezuhalten, und die Reihenfolge der Abschnitte fast gleichgültig.

Physikalische Vorbemerkungen.

(Die in kleiner Schrift gedruckten Darstellungen sind größtenteils nur für Leser bestimmt, welche mit den Anfangsgründen der Infinitesimalrechnung vertraut sind.)

I. Prinzip der Energie.

1. Die folgenden Betrachtungen gelten ausschließlich unter der Voraussetzung, daß alle Kräfte, welche materielle Teilchen auf einander ausüben, die Richtung der graden Verbindungslinie derselben haben, und ihre Größe, außer von der Größe der Massen, nur von der gegenseitigen Entfernung abhängt. Da die Folgerungen aus dieser Voraussetzung durchweg mit den wirklich beobachteten Naturerscheinungen übereinstimmen, so schließt man, daß in der Natur nur Kräfte der bezeichneten Art vorkommen: man nennt sie Zentralkräfte.

2. Begriff und Maß einer Kraft. Unter Kraft versteht man die Ursache der Geschwindigkeitsveränderung (positiven oder negativen Beschleunigung) einer Masse, da ohne einwirkende Kraft jede Masse ihre Geschwindigkeit gradlinig beibehält, oder, falls sie keine hat, in Ruhe bleibt (Gesetz der Trägheit). Die Kraft wird an ihrer Wirkung gemessen, also ausgedrückt durch das Produkt aus Masse und Beschleunigung. So ist die auf die Masse m wirkende Schwerkraft an der Oberfläche der Erde $= mg$, worin g die Beschleunigung an der Erdoberfläche; diese Kraft ist identisch mit dem Gewicht der Masse m, welches demnach ist: $p = mg$. Weiteres s. unter 52f.

3. Arbeit einer Kraft. Eine Kraft leistet Arbeit, wenn einer ihrer Angriffspunkte sich in der Richtung der Kraft verschiebt; der Betrag der Arbeit ist das Produkt aus der Größe der Kraft und der Länge der Verschiebung; die Arbeit der Kraft ist positiv, wenn die Verschiebung im Sinne der Kraft, negativ, wenn sie im entgegengesetzten Sinne erfolgt. Beim freien Fall des Gewichts p um die Höhe h ist z. B. die Arbeit der Schwerkraft $= ph$; steigt das Gewicht um die Höhe h, so ist die Arbeit der Schwerkraft $= -ph$.

Die Arbeit bleibt die gleiche, auf welcher Bahn und in welcher Zeit auch die beiden Angriffspunkte einer Kraft sich einander genähert oder von einander entfernt haben mögen; sie ist z.B. die gleiche, mag das Gewicht p durch

freien Fall, oder durch Fall auf schiefer Ebene, oder in der Kreisbahn des Pendels sich dem Mittelpunkt der Erde um den Betrag h genähert haben, und mag es zu seinem Wege kurze oder lange Zeit gebraucht, und denselben stetig oder mit Unterbrechungen zurückgelegt haben. Jede Arbeit einer Kraft bedingt also eine Veränderung, welche nur durch eine gleich große Arbeit wieder rückgängig gemacht werden kann.

4. Kinetische Energie oder lebendige Kraft. Die an einer Masse geleistete Arbeit gibt sich in der der Masse erteilten kinetischen Energie oder lebendigen Kraft zu erkennen, welche eine Funktion der Masse und ihrer Geschwindigkeit ist. Die Natur dieser Funktion läßt sich am leichtesten an einem fallenden Körper erkennen. Nach einem Fall um die Höhe h hat die Schwerkraft die Arbeit $ph = mgh$ verrichtet (s. oben); die Geschwindigkeit v ist aber nach den Fallgesetzen $= \sqrt{2gh}$, oder $h = v^2/2g$. Folglich ist $ph = {}^1/_2\, mv^2$, also ${}^1/_2\, mv^2$ die lebendige Kraft. Die Erfahrung bestätigt, daß die Durchschlagskraft eines fallenden Körpers, eines geschossenen Projektils, oder die zum Vernichten der Bewegung nötige Gegenkraft, proportional ist der Masse und dem Quadrate der Geschwindigkeit.

Es läßt sich nun allgemein zeigen, daß die lebendige Kraft einer bewegten Masse in demselben Maße zu- oder abnimmt, wie Arbeiten an ihr verrichtet werden, daß sie also unverändert bleibt, so lange keine Arbeit aufgewendet wird, die Masse z. B. in unveränderter Entfernung von dem auf sie Kraft ausübenden Punkte verharrt. So bleibt die lebendige Kraft eines Planeten, wenn seine Bahn ein Kreis ist, unverändert; bei elliptischer Bahn nimmt die lebendige Kraft zu mit der Annäherung an die Sonne, d. h. an das Perihel; bei dieser Annäherung leistet die Gravitation positive Arbeit; bei der Entfernung vom Perihel ist die Arbeit negativ und die lebendige Kraft nimmt ab. In einer vollen Umlaufsperiode ist die algebraische Summe der Arbeiten Null, weil stets wieder der gleiche Abstand von der Sonne erreicht wird, die lebendige Kraft oszilliert also um einen konstanten Betrag. Ebenso ist es bei jeder periodischen Bewegung, welche unter dem ausschließlichen Einfluß einer Zentralkraft erfolgt, z. B. bei der Pendelschwingung, bei elastischen Schwingungen (Stimmgabel) u. s. w. Stürzt ferner ein vollkommen elastischer Block auf eine ebensolche Unterlage, so prallt er mit gleicher Geschwindigkeit zurück und steigt infolge derselben genau so hoch wie er gefallen war; er fällt von neuem und das Spiel wiederholt sich unaufhörlich; auch hier ist die Summe der in einer Periode geleisteten Arbeiten Null.

In den angeführten Beispielen findet zwar eine fortwährende Bewegung statt, aber sie stellen kein „Perpetuum mobile“ in dem Sinne des alten Problems dar; denn ein solches sollte fortwährend nutzbare Arbeit leisten, während hier die Arbeit Null ist. Würde der fallende Block Eisen zu schmieden haben, das Auffallen also nicht absolut elastisch erfolgen, so würde er nicht zur alten Höhe aufsteigen, und alsbald zum Stillstand kommen; ebenso das

Pendel und der Planet, wenn sie etwas Fremdes zu bewegen oder Reibungswiderstände zu überwinden hätten. Das arbeitspendende Perpetuum mobile ist also unmöglich.

5. Uebertragung der Bewegung und Umwandlung der Bewegungsform. Die kinetische Energie einer bewegten Masse kann an andere Massen ganz oder teilweise übertragen werden (elastischer Stoß, Fortpflanzung elastischer Schwingungen in Medien u. s. w.), wobei stets das Quantum der lebendigen Kraft oder Arbeit unverändert bleibt: d. h. bei vollständiger Uebertragung auf eine viermal so große Masse nimmt letztere die halbe Geschwindigkeit an. Die sogen. einfachen Maschinen (Hebel, Winde, Flaschenzug etc.) ändern ebenfalls nichts am Betrage der Arbeiten, sondern variieren nur die Faktoren des unverändert bleibenden Produktes; z. B. kann eine kleine Kraft am Ende eines langen Hebelarms wirkend ein großes Gewicht am Ende des kurzen Hebelarms heben; jene muß aber dafür einen um so längeren Weg zurücklegen; da die Kräfte sich umgekehrt, die Wege aber direkt wie die Hebelarme verhalten, so sind die Arbeiten beiderseits gleich; ebenso ist es bei der Bewegung von Gewichten durch Wasserkraft: um einen Hammer von p Tonnen Gewicht auf die Höhe h zu heben, müssen p' Tonnen Wasser um die Höhe h' fallen, wobei $p'h' = ph$. Ferner kann jede Art von Energie in jede andere Art übergehen, z. B. mechanische Arbeit in Wärme, Elektrizität etc., und umgekehrt. Hierbei zeigt sich, dass die Umwandlung stets in bestimmten unveränderlichen Quantitätsverhältnissen erfolgt. Wenn z. B. der fallende Block (4) auf weiches Eisen stürzt, so entsteht Wärme, und zwar verliert für jede entstehende Kalorie der Block 426 Kilogramm-Meter an Energie, wie sich an der verminderten Höhe seines Aufsteigens nachweisen läßt; ebenso gehen bei der Wärmebildung durch Reibung für jede auftretende Kalorie 426 kg-m Energie verloren. (Näheres s. 9 u. f.) Umgekehrt erzeugt die Dampfmaschine aus jeder Kalorie Heizwärme, soweit letztere nicht an die Umgebung abgeleitet wird, 426 kg-m Arbeit. Ebenso bestehen genau bestimmte Aequivalenzverhältnisse für die Umwandlung mechanischer in elektrische Arbeit (Dynamomaschine) und umgekehrt (Elektromotor). Man schließt hieraus, daß auch Wärme, Elektrizität etc. Bewegungsformen sind, und daß beim Uebergang einer Bewegungsform in die andere das Quantum der lebendigen Kraft unverändert bleibt.

6. Potentielle Energie oder Spannkraft. Beim Uebergang eines Massensystems aus einem Zustande A in einen anderen Zustand B ist, wie wir gesehen haben, die Arbeit gleich der Differenz der in beiden Zuständen vorhandenen kinetischen Energie, oder der Zuwachs an kinetischer Energie gleich der geleisteten Arbeit. Letztere aber ist wiederum nur möglich infolge des Aufwandes eines Quantums von Energie, welches aus einem latenten Zustande in den lebendigen überging. Der gehobene Block, welcher keine kinetische Energie hat, erlangt beim Fallen um die Höhe h durch die Arbeit ph der Schwere

die kinetische Energie $^1/_2 m v^2$. Aber die Schwere kann diese Arbeit nur leisten, weil irgend einmal der Block um die Höhe h gehoben worden ist; der gehobene Block besitzt also die latente oder potentielle Energie $p h = {}^1/_2 m v^2$, welche sofort frei werden kann oder so lange schlummert, bis das tragende Seil durchschnitten oder der festhaltende Sperrhaken ausgelöst ist; sie kann auch mit Unterbrechungen lebendig werden, indem z. B. ein Pendel jede Sekunde das Gewicht für einen Moment auslöst und eine kleine Strecke fallen läßt, wie bei der Uhr. Man kann also sagen: Vermehrung oder Verminderung der kinetischen Energie erfolgt stets unter Verbrauch oder Gewinnung eines gleich großen Quantums an potentieller Energie.

Wie das gehobene Gewicht ein Magazin von Schwere-Energie, so stellen die aufgezogene Federuhr, die geladene Windbüchse, der überhitzte Dampf im Kessel Magazine von elastischer Energie („Spannkraft“) dar. Wenn ferner beim Schmelzen und Verdampfen Wärme „latent“ wird, so sehen wir ebenfalls in dem höheren Aggegratzustande einen Fall potentieller Energie, welche bei der Rückkehr in den niedrigeren genau wiedergewonnen wird, d. h. in die kinetische Energie der Wärme übergeht. Endlich stellen Stoffe, welche durch chemische Umwandlung Wärme oder Elektrizität entwickeln können, so lange diese Umwandlung noch nicht erfolgt ist, Magazine potentieller Energie dar, welche durch den entzündenden Funken, durch den Schluß des Batteriekreises frei wird. Die Freimachung potentieller Energie wird als Auslösung bezeichnet.

7. Prinzip der Erhaltung der Energie. Nachdem gezeigt ist, daß weder bei den einfach mechanischen, noch bei irgend welchen anderen Vorgängen Energie entstehen oder verschwinden kann, ist es klar, daß die Summe der Energie im Weltall eine ebenso unveränderliche Konstante ist, wie die Quantität der Materie. Die vorhandene Energie ist zum Teil im kinetischen, zum Teil im potentiellen Zustande, und geht aus dem einen in den anderen ohne Quantitätsänderung über.

8. Quelle der Energien auf der Erde. Außer von der eigenen Wärme des Erdkörpers, sowie von der Rotation der Erde und des Mondes — Energien, welche ebenfalls von ursprünglicher Sonnenenergie hergeleitet werden — haben alle Bewegungen auf der Erde ihren Ursprung in der durch die Sonnenstrahlung der Erde zugeleiteten Energie. Die Flüsse strömen, weil das durch die Sonnenwärme verdampfte Wasser auf den Gebirgen kondensiert wurde, die Winde wehen infolge ungleicher Erwärmung des Erdbodens durch die Sonne, zum Teil auch infolge der Erdrotation, die Flutbewegung ist Folge der Mond- und der Erdbewegung. Die fallenden Gewässer und die Winde treiben einen Teil unserer Maschinen. Die Dampf-, Gas- und Heißluftmaschinen erlangen ihre Energie durch Verbrennung von Holz, Steinkohle, Petroleum, Leuchtgas u. dgl.; die Aufspeicherung von Holz in der Pflanze, aus welchem auch Steinkohle, Petroleum, Leuchtgas hervorgehen, erfolgt aber

durch die Sonne, welche die Kohlensäure und das Wasser in Kohlenwasserstoffverbindungen und freien Sauerstoff zerlegt (S. 4); die chemische Spannkraft der Kohle und der Kohleverbindungen ist also potentiell gewordene kinetische Energie der Sonne. Elektrische Motoren, soweit sie durch Batterien getrieben werden, beziehen ihre Energie aus der Oxydation von Zink, welches aus seinen natürlichen Erzen wiederum durch Kohle, also ein Produkt der Sonnenenergie, reduziert worden ist.

Endlich hat auch die Kraft der Arbeitstiere und des Menschen, und ebenso deren Wärme, ihre Quelle in der chemischen Spannkraft der Nahrungsmittel, d. h. in letzter Instanz wiederum in der in der Pflanze deponierten Sonnenenergie.

II. Aus der Wärmelehre. Erster Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie.

9. Wird mechanische Arbeit durch Stoß, Reibung u. dgl. in Wärme verwandelt, so entsteht für je 426 kg-m 1 Kalorie, d. h. diejenige Wärmemenge, welche nötig ist, um 1 kg Wasser von 0^0 auf 1^0 zu erwärmen. Die Zahl 426 wird mechanisches Wärmeäquivalent genannt und meist durch den Buchstaben J bezeichnet. Zwischen Arbeit A (in kg-m) und Wärme Q (in Kal.) besteht also die Beziehung

$$A = J.Q \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (1)$$

Die Wärme ist hiernach eine Form der Energie, besteht folglich höchstwahrscheinlich in einer Bewegung der Massenteilchen.

10. Bei gasförmigen Körpern stellt man sich diese Bewegung als ein beständiges gradliniges Schleudern der Moleküle durch den Gasraum vor, wobei dieselben teils gegen die Wände, teils gegen einander stoßen; hierbei werden sie vollkommen elastisch, also mit konstant bleibender Geschwindigkeit zurückgeworfen. Bei flüssigen und festen Körpern nimmt man eine um eine Mittellage oszillierende Bewegung jedes Moleküls an. Die Temperatur muß also mit der Geschwindigkeit v dieser Bewegungen zusammenhängen, und wird gleich der kinetischen Energie derselben (also nach 4 gleich $^1/_2 m v^2$ für jedes Massenteilchen m) angenommen. Als absoluten Nullpunkt der Temperatur bezeichnet man diejenige Temperatur, bei welcher keine Wärme existiert, also die Geschwindigkeit und die Energie Null ist.

Bei Gasen rührt der auf die Wände des Gasraums ausgeübte, von der Temperatur abhängige Druck von den Stößen der Teilchen gegen die Wände her, wird also beim absoluten Nullpunkt = 0. Ohne Druck auszuüben kann aber ein Gas auch keinen Raum einnehmen, also wird auch das Volum = 0.

Aus letzterem Umstande läßt sich die Lage des absoluten Nullpunktes berechnen. Jedes Gas dehnt sich für 1^0 Erwärmung um $^1/_{273}$ seines Volums aus, so daß, wenn das Volum einer gegebenen Gasmenge bei 0 Grad mit v_0 und bei t Grad mit v_t bezeichnet wird, die Gleichung gilt

$$v_t = v_0 (1 + {}^1/_{273}\, t).$$

Der absolute Nullpunkt liegt also bei demjenigen Werte von t, für welchen v_t verschwindet, also der Inhalt der Klammer = 0 wird, d. h. bei $t = -273$. In der Wärmetheorie gibt man statt der gewöhnlichen Temperatur t (Anzahl der Grade über dem Gefrierpunkt des Wassers) die absolute Temperatur T an (Anzahl der Grade über dem absoluten Nullpunkt, welcher um 273⁰ unter dem Gefrierpunkt liegt). Es besteht also die Beziehung $T = 273 + t$. Diese Zählung hat den Vorteil, daß man das Ausdehnungsgesetz der Gase durch die einfache Gleichung ausdrücken kann

$$v_T = k \,.\, T,$$

worin k eine Konstante, d. h. das Volum einer Gasmenge ist ihrer absoluten Temperatur proportional.

11. Als Wärmeinhalt einer Masse oder eines Systems bezeichnet man folgerichtig diejenige Wärmemenge, durch deren Entziehung der absolute Nullpunkt erreicht werden würde. Der Energieinhalt kann außer dem Wärmeinhalt auch noch andere Energien (kinetische oder potentielle) umfassen.

Bei einer Zustandsänderung eines Systems wird sein Energieinhalt und sein Wärmeinhalt sich positiv oder negativ ändern können, außerdem wird äußere Arbeit vom System verrichtet oder von außen auf das System verwendet werden können. Nach dem Energieprinzip muß aber jedenfalls die Energieabnahme V gleich der vom System geleisteten Arbeit A minus der von außen zugeführten Wärme Q sein, d. h.

$$V = A - Q \quad \ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

Diese Gleichung heißt der erste Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie und gilt auch dann, wenn eine oder mehrere der Größen mit umgekehrtem Vorzeichen beteiligt sind (negatives V bedeutet Energiezunahme, negatives A von außen am System geleistete Arbeit etc.). Aus diesem Satze lassen sich zahlreiche physikalische Tatsachen auf theoretischem Wege ableiten.

III. Thermische Beziehungen der Gase.

12. Für vollkommene Gase gelten folgende empirisch festgestellte Gesetze:

1) Bei Gasen verschiedener Art ist unter gleichen Bedingungen (Druck und Temperatur) das spezifische Gewicht dem Molekulargewicht proportional, also die Anzahl der in einem Raume enthaltenen Moleküle von deren Natur unabhängig (Avogadro).

2) Alle Gase haben denselben Ausdehnungskoëffizienten (Gay-Lussac), so dass in der Gleichung $v_T = k \,.\, T$ (**10**) der Faktor k für die Gase derselbe ist.

3) Bei gegebener Substanzmenge und Temperatur ist das Volum v dem Drucke p umgekehrt proportional (Boyle, Mariotte), also $pv = \text{const.}$

Die beiden letzteren Gesetze lassen sich in die Gleichung zusammenfassen:

$$pv = RT, \quad \ldots\ldots\ldots \quad (3)$$

worin R eine Konstante, welche von der Substanzmenge, um deren Druck, Volum etc. es sich handelt, sowie von der Natur des Gases abhängt. Nimmt man aber die Substanzmenge stets proportional dem Molekulargewicht der Substanz, so gilt die Konstante R nach dem Satze 1) für alle Gase. Am einfachsten bestimmt man R für die Substanzmenge 1 Mol, d. h. so viel Gramm wie das Molekulargewicht der Substanz beträgt (also für 2 g Wasserstoff, für 44 g Kohlensäure etc.).

Unter dieser Voraussetzung läßt sich R aus irgend einem Einzelfall allgemeingiltig bestimmen. Für 1 Mol (2 g) Wasserstoffgas ist bei $p = 1$ Atmosphäre und $T = 273$ (d. h. bei 0^0 der gewöhnlichen Skala) $v = 22{,}42$ Liter. Folglich ist $R = 22{,}42/273 = 0{,}0821$ Liter-Atmosphären, und zwar für 1 Mol eines beliebigen Gases.

13. Ein Gasquantum kann wie jedes andere Substanzquantum nach Gewicht oder nach Volum angegeben werden. Die letztere Angabe ist aber nur dann vollständig, wenn Druck und Temperatur beigefügt sind. Meist gibt man die Volumina für 0^0 ($T = 273$) und für Atmosphärendruck von 760 mm Quecksilber an, und diese Normalbedingungen sind stillschweigend vorausgesetzt, wenn nichts anderes hinzugefügt wird. Ist das Volum eines Gases bei der Temperatur T' und bei einem Drucke von n mm Hg bestimmt und $= v'$ gefunden, so läßt sich das Normalvolum v mittels der leicht ableitbaren Formel berechnen:

$$v = \frac{n}{760} \cdot \frac{273}{T} \cdot v'.$$

Von der Zahl n ist bei mit Wasserdampf gesättigten Gasen die in mm Hg ausgedrückte Dampftension des Wassers bei der Meßtemperatur in Abzug zu bringen.

14. Als spezifische Wärme oder Wärmekapazität C bezeichnen wir diejenige Wärmemenge, welche 1 Mol um 1^0 erwärmt. Diese Wärmemenge muß aber bei Gasen nach dem 1. Hauptsatz (Gl. 2) größer sein, wenn das Gas seinen Druck beibehält, also sich ausdehnt, wobei es durch Ueberwindung des äußeren Druckes Arbeit leistet, als wenn es sein Volum beibehält, also keine Arbeit leistet, sondern nur seine Energie vermehrt. Für den ersten Fall wird die spez. Wärme mit C_p, für den letzteren mit C_v bezeichnet; es muß also $C_p > C_v$ sein. Die Differenz ist nach dem 1. Haupsatz gleich der im ersteren Falle geleisteten Arbeit, welche ausgedrückt wird durch das Produkt aus Volumzunahme und Druck. Nach Gleichung (2) nimmt das Produkt pv für 1^0 um R ($= 0{,}0821$) Lit.-Atm. zu; die Volumzunahme ist also R/p und die Arbeit $p \, . \, R/p = R$; folglich muß die Differenz der Wärmemengen C_p und C_v äquivalent sein der Arbeit R, also nach Gleichung (1)

$$R = J\,(C_p - C_v) \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (4)$$

Die Arbeit R läßt sich aus Liter-Atmosphären in das gewöhnliche Maß, kg-m umrechnen. Die Arbeit, welche ein Gasquantum durch seine Ausdehnung um 1 Liter bei 1 Atm. leistet, kann man sich veranschaulichen, indem man es in einen Stiefel eingeschlossen denkt, mit einem gewichtslosen Kolben von 100 cm² Fläche, den es also gegen

den Druck einer Atmosphäre (1033,3 g pro cm²) um 10 cm zu verschieben hat; die Arbeit ist also 10,333 kg-m, folglich ist $R = 0{,}0821 \, . \, 10{,}333 = 0{,}848$ kg-m, also

$$C_p - C_v = \frac{0{,}848}{426} = 0{,}00199 \text{ Kal.:}$$

diese Differenz ergeben auch empirische Bestimmungen.

15. Aendert sich bei der Erwärmung (oder Abkühlung) sowohl Volum als Druck, so läßt sich die erforderliche Wärmemenge nicht mehr allgemein pro Grad, sondern nur für eine unendlich kleine Temperaturänderung allgemein angeben.

Für die sehr kleine Temperaturerhöhung dT sei die sehr kleine Wärmemenge dQ erforderlich. Dieselbe besteht dann aus zwei Teilen: der eine gilt für bloße Druckzunahme und ist

$$dQ_1 = C_v dT,$$

der zweite gilt für die bloße Volumenzunahme (dv) und ist äquivalent der Arbeit pdv, also

$$dQ_2 = \frac{p\,dv}{J},$$

folglich ist der Wärmeverbrauch

$$dQ = C_v dT + \frac{p\,dv}{J} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

Dieser Betrag kann unter Umständen auch Null oder negativ sein.

IV. Zustandsänderungen. Kreisprozesse. Zweiter Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie.

16. Wenn eine Gasmenge ihren Zustand ändert, so kann dies mit oder ohne Aenderung der Temperatur, und ebenso des Wärmeinhaltes geschehen. Von allen Fällen sind namentlich zwei Grenzfälle von Interesse: 1. Aenderungen bei gleichbleibender Temperatur oder isotherme Prozesse; 2) Aenderungen bei gleichbleibendem Wärmeinhalt oder adiabatische*) Prozesse.

17. Isotherme Prozesse. Hier ist in Gleichung (5) $dT = 0$ zu setzen, also

$$dQ = \frac{p\,dv}{J},$$

oder da nach Gleichung (2) $p = \frac{RT}{v}$, und nach (4) $R = J(C_p - C_v)$,

$$dQ = \frac{RT}{J} \cdot \frac{dv}{v} = (C_p - C_v)\, T \frac{dv}{v},$$

woraus durch Integration folgt, wenn die Volumina vor und nach der Veränderung v_1 und v_2 heißen:

$$Q = (C_p - C_v) T \log \text{nat} \frac{v_2}{v_1}, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (6)$$

oder da bei gleicher Temperatur $p_1 v_1 = p_2 v_2$ ist:

$$Q = (C_p - C_v) T \log \text{nat} \frac{p_1}{p_2} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (7)$$

*) Solche Aenderungen würden eintreten, wenn das Gas in für Wärme undurchdringliche (adiabatische) Wände eingeschlossen wäre.

Q ist also negativ, d. h. es wird Wärme nach außen abgegeben, wenn $v_2 < v_1$, d. h. $p_1 < p_2$ ist.

18. Adiabatische Prozesse. Hier ist in Gleichung (5) $dQ = 0$ zu setzen, also wenn man wieder $p = \frac{J(C_p - C_v)T}{v}$ einsetzt,

$$0 = C_v dT + (C_p - C_v) T \frac{dv}{v} \quad \text{. . . . . (5a)}$$

Dividiert man durch $C_v T$ und setzt man

$$\frac{C_p}{C_v} = k, \quad \text{. . . . . (8)}$$

so entsteht

$$\frac{dT}{T} + (k-1)\frac{dv}{v} = 0, \quad \text{. . . . . (5b)}$$

woraus durch Integration folgt:

$$T v^{k-1} = \text{const.} \quad \text{oder} \quad T_1 v_1^{k-1} = T_2 v_2^{k-1} \quad \text{. . . . (9)}$$

Diese Gleichung gibt die Beziehung zwischen Temperatur- und Volumänderung bei adiabatischen Prozessen an.

Die Beziehung zwischen Volum- und Druckänderung erhält man durch Differentiieren der Gleichung (3):

$$p\,dv + v\,dp = R\,dT; \quad \text{. . . . . (3a)}$$

Die Division dieser Gleichung durch Gleichung (3) selbst ergiebt:

$$\frac{dp}{p} + \frac{dv}{v} = \frac{dT}{T}. \quad \text{. . . . . (3b)}$$

Durch Elimination von dT/T aus (3b) und (5b) entsteht

$$\frac{dp}{p} + \frac{dv}{v} + (k-1)\frac{dv}{v} = 0 \quad \text{oder} \quad \frac{dp}{p} + k\frac{dv}{v} = 0, \quad \text{. . . (5c)}$$

woraus man durch Integration erhält:

$$p v^k = \text{const.} \quad \text{oder} \quad p_1 v_1^k = p_2 v_2^k \quad \text{. . . . . . (10)}$$

Endlich die Beziehung zwischen Temperatur- und Druckänderung bei adiabatischem Prozeß ergibt sich durch Elimination von dv/v aus (3b) und (5c), wodurch man erhält:

$$k\frac{dT}{T} - (k-1)\frac{dp}{p} = 0,$$

und durch Integration

$$\frac{T^k}{p^{k-1}} = \text{const.} \quad \text{oder} \quad \frac{T_1^k}{p_1^{k-1}} = \frac{T_2^k}{p_2^{k-1}}. \quad \text{. . . . . (11)}$$

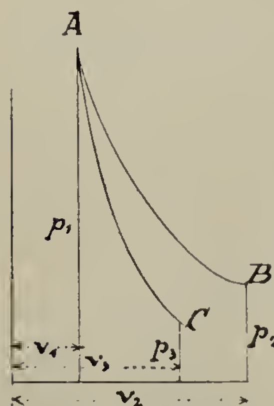


Fig. 1.

19. Die Beziehungen zwischen Volum und Druck eines Gasquantums lassen sich durch ebene Kurven darstellen, wenn man die Volumina als Abszissen, die Drücke als Ordinaten darstellt. Für isotherme Aenderungen ist $pv = \text{const.}$, d. h. die Kurven der Veränderung gleichseitige Hyperbeln, welche die beiden Axen zu Asymptoten haben. Die Abszissenaxe entspricht dem Drucke 0, die Ordinatenaxe dem Volum 0. In Fig. 1 ist AB ein Stück einer Isothermen-Kurve, längs welcher der Zustand A (p_1, v_1) in den Zustand B (p_2, v_2) übergeht. Für

adiabatische Aenderungen ist dagegen nach Gl. (10) $pv^k = \text{const.}$ Die entsprechenden Kurven, von welchen AC ein Beispiel darstellt, verlaufen steiler als jene Hyperbeln, haben aber ebenfalls die beiden Axen zu Asymptoten. Beim adiabatischen Uebergang aus dem Zustand $A\,(p_1, v_1)$ in den Zustand $C\,(p_3, v_3)$ erfolgt die Umwandlung längs der Kurve AC (Fig. 1) und es ist $p_1 v_1{}^k = p_3 v_3{}^k$.

20. Kehrt ein Gasquantum aus einem Zustande A nach einer Reihe von Veränderungen wieder zum Anfangszustande zurück, so bezeichnet man dies als einen Kreisprozeß. Soll der Rückweg zum Anfangszustande A nicht einfach auf derselben isothermen oder adiabatischen Linie BA resp. CA (Fig. 1) erfolgen, so wird er im allgemeinen abwechselnd isotherm und adiabatisch erfolgen; der einfachste Fall wird der sein, daß diese Abwechselung nur zweimal erfolgt, der Gang des Prozesses also durch ein Kurvenviereck wie $ABCD$ in Fig. 2 dargestellt wird, von welchem die Wege AB und CD isotherm, dagegen BC und DA adiabatisch verlaufen. Auf dem Wege AB muß Wärme von außen an das Gasquantum abgegeben, auf dem Wege CD umgekehrt Wärme von ihm nach außen geführt werden. Die Differenz dieser Wärmemengen ist verbraucht, kann also nur in Arbeit verwandelt sein.

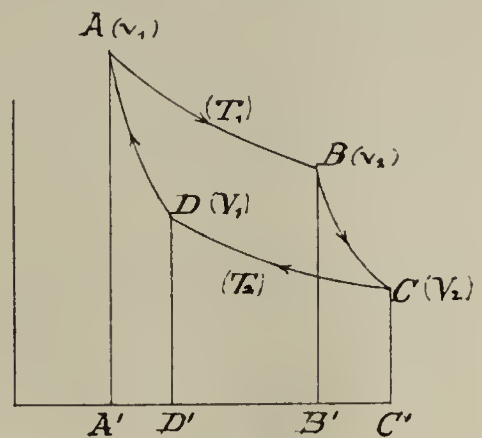


Fig. 2.

Diese Differenz läßt sich aber einfach angeben; es sei das Gasvolum in A v_1, in B v_2, in C V_2, in D V_1, ferner die Temperatur in A, also auf dem ganzen Wege AB, T_1, und auf dem ebenfalls isothermen Wege CD T_2. Dann ist nach Gleichung (6)

$$Q_1 = (C_p - C_v) T_1 \lg \frac{v_2}{v_1} \text{ die zugeführte Wärme,}$$

$$Q_2 = (C_p - C_v) T_2 \lg \frac{V_2}{V_1} \text{ die abgegebene Wärme,}$$

und da nach Gleichung (9) für die beiden adiabatischen Wege BC und DA

$$T_1 v_2{}^{k-1} = T_2 V_2{}^{k-1} \quad \text{und} \quad T_2 V_1{}^{k-1} = T_1 v_1{}^{k-1},$$

also

$$\frac{v_2}{v_1} = \frac{V_2}{V_1},$$

so ergibt sich

$$\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{T_1}{T_2} \quad \text{oder} \quad \frac{Q_1}{T_1} = \frac{Q_2}{T_2} \quad \ldots \ldots \quad (12)$$

Der in Arbeit verwandelte Bruchteil der zugeführten Wärme wird also ausgedrückt durch

$$\frac{Q_1 - Q_2}{Q_1} = \frac{T_1 - T_2}{T_1}.$$

In Arbeit kann also von der zugeführten Wärme nur ein Teil verwandelt werden, welcher um so größer ist je größer die Temperaturdifferenz, innerhalb deren sich der Kreisprozess abspielt. Nur wenn die untere Temperatur T_2

der absolute Nullpunkt wäre, würde der Bruch = 1 werden, d. h. die ganze Wärme in Arbeit verwandelt sein.

Die Größe der geleisteten Arbeit wird in der Figur durch den Flächeninhalt des Vierecks *ABCD* dargestellt. Denn die Arbeiten sind in unserm Falle das Produkt aus Volumvermehrung und Druck, d. h. die Integrale $\int p\,dv$. Diese sind aber die Flächen zwischen den betr. Kurvenstücken und der Abszissenaxe, z. B. für die Veränderung *AB* die Fläche *ABB'A'*. Von den 4 Flächen dieser Art sind die unter *AB* und *BC* positiv, die beiden andern negativ zu nehmen; ihre algebraische Summe ist also die Fläche *ABCD*.

Erfolgt der Kreisprozeß in irgend einer anderen geschlossenen Kurve, so kann dieselbe stets ersetzt werden durch alternierende sehr kleine isotherme und adiabatische Kurvenstücke, und stets wird die geleistete Arbeit durch den Flächeninhalt der Kurve ausgedrückt. Auch für diesen Fall läßt sich eine der Gleichung (12) entsprechende Gesetzmäßigkeit nachweisen; wenn man alle aufgenommenen Wärmemengen positiv, alle abgegebenen negativ nimmt, und mit T_n die absolute Temperatur bezeichnet, bei welcher die Wärmemenge Q_n übergeht, so ist

$$\frac{Q_1}{T_1} - \frac{Q_2}{T_2} + \frac{Q_3}{T_3} - \frac{Q_4}{T_4} + - \ldots = 0 \qquad \text{oder} \qquad \Sigma \frac{Q_n}{T_n} = 0,$$

worin Gleichung (12) als einfachster Fall enthalten ist; für die kleinsten Wärmeübergänge, als deren Folge jede beliebige Verwandlung zu betrachten ist (s. oben), ist die Gleichung des Kreisprozesses zu schreiben:

$$\int \frac{dQ}{T} = 0.$$

21. Die vorstehenden Gesetze gelten, wie sich zeigen läßt, nicht bloß für Gase, sondern für alle Substanzen, welche einem Kreisprozeß unterworfen werden. Stets kann höchstens ein bestimmter, von den Temperaturen, bei welchen die Wärme hin- oder hergeht, abhängiger Bruchteil der an die Substanz abgegebenen Wärme in Arbeit verwandelt werden. Dieser Satz wird als zweiter Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie bezeichnet.

Dieser Satz wird auch noch auf verschiedene andere Arten ausgedrückt, von welchen eine hier angedeutet werden mag. Der Arbeitswert einer gegebenen Wärmemenge ist, wie sich gezeigt hat, nicht allein von ihrer Größe, sondern auch von der Temperatur abhängig, welche sie besitzt. Da aber die Wärme, wenigstens bei spontanen Naturvorgängen, immer nur von Körpern höherer zu solchen niedrigerer Temperatur übergehen kann, so muß bei allen Uebergängen ihr Arbeitswert abnehmen, also im Weltall der in Arbeit nicht mehr verwandelbare Wärmebetrag, die sog. Entropie, beständig zunehmen, d. h. immer mehr Energie definitiv die Wärmeform annehmen. Auf die mathematische Formulierung des Entropiebegriffs muß hier verzichtet werden.

22. Bei den vorstehenden Betrachtungen ist stillschweigend vorausgesetzt worden, daß die Wärmeübergänge immer nur bei unendlich kleinen Temperaturdifferenzen, die Arbeiten (z. B. Verschiebungen eines Kolbens) nur bei unendlich kleinen Druckdifferenzen sich vollziehen, dergestalt, daß die geringste Verminderung der wirksamen Differenz den Prozeß umkehrt. Nur

bei der ersteren Voraussetzung ist z. B. eine isotherme Aenderung überhaupt denkbar. Was für Kreisprozesse abgeleitet ist, bezieht sich also nur auf umkehrbare Kreisprozesse, d. h. auf einen idealen Fall, der niemals vollständig verwirklicht ist. Da sich zeigen läßt, daß bei nicht umkehrbaren Kreisprozessen der in Arbeit verwandelte Wärmeanteil stets kleiner sein muß als bei umkehrbaren, so stellen die oben entwickelten Arbeitsgrößen nur obere Grenzen dar, welche in Wirklichkeit nie erreicht werden.

V. Lösungen fester Körper. Osmotischer Druck. Diffusion.

23. In Flüssigkeiten, besonders in Wasser, sind zahlreiche feste und flüssige Körper löslich; bei flüssigen Körpern kann man die Löslichkeit auch als Mischbarkeit beider Flüssigkeiten bezeichnen. Unter den festen löslichen Körpern unterscheidet man zwei Arten:

1) Krystalloidsubstanzen; dieselben haben einen bestimmten, mit der Temperatur im allgemeinen steigenden Löslichkeitsgrad. Die Lösung heißt gesättigt, wenn sie soviel lösliche Substanz enthält, wie sie bei der bestehenden Temperatur überhaupt aufnehmen kann; wird einer Lösung fortdauernd ein Teil des Lösungsmittels, z. B. durch Verdampfen oder Ausfrieren, entzogen, so geht sie von verdünntem schließlich zu gesättigtem Zustand über, und bei weiterer Entziehung scheidet sich gelöste Substanz in Krystallen oder, falls die Substanz nicht krystallisierbar ist, amorph aus, so daß die Lösung stets gesättigt bleibt; dasselbe tritt ein, wenn das Lösungsvermögen, z. B. durch Abkühlung, vermindert wird. In beiden Fällen kann es vorkommen, daß die Ausscheidung, trotzdem ihre Bedingungen eingetreten sind, unterbleibt; die Lösung heißt dann übersättigt. Durch gewisse Anlässe (Wirkung von Rauhigkeiten, Berührung mit einem Krystall der Substanz) tritt hier plötzlich die Ausscheidung ein, unter entsprechender Erhöhung der Temperatur.

2) Kolloidsubstanzen; bei diesen existiert weder ein bestimmter Löslichkeitsgrad, noch haben die Lösungen den Charakter einer vollkommenen Flüssigkeit; sie sind fadenziehend, gallertig, zähflüssig u. dergl., und bilden beim Schütteln mit Luft oder Oel durch die Konsistenz dünner Schichten bleibende Trennungen der letzteren Medien (Schaum, Emulsion). Es existiert hier kein Sättigungszustand, und demgemäß scheidet sich beim Entziehen des Lösungsmittels in keinem Stadium ein Teil der Substanz aus, sondern die Lösung wird nur immer dickflüssiger und nähert sich allmählich dem festen Zustande. Die meisten Kolloidsubstanzen (Eiweiß, Leim, Gummi u. dergl.) haben ein sehr hohes Molekulargewicht.

24. Im Folgenden werden unter Lösungen vorzugsweise solche in Wasser verstanden.

Wird eine Lösung mit reinem Wasser in direkte Berührung gebracht (durch Schichtung beider übereinander), so geht der gelöste Körper allmählich in das Wasser über, so lange bis Gleichheit der Konzentration erreicht ist.

Dieser Vorgang (Diffusion) läßt sich darauf zurückführen, daß sich die gelöste Substanz stets von höherer zu niedrigerer Konzentration bewegt.

Ist das Konzentrationsgefälle in der (zur Grenzfläche senkrechten) x-Richtung $= dc/dx$, so geht durch eine Grenzfläche von der Größe q in der Zeiteinheit eine dc/dx und q proportionale Menge S der gelösten Substanz, so daß die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Salzmenge in jeder Schicht ändert, ist:

$$\frac{dS}{dt} = - a \cdot q \frac{dc}{dx},$$

worin a eine von der Natur der Substanz abhängige Konstante, die Diffusionskonstante (s. unten bei den elektrolytischen Vorgängen).

25. Eine solche Ausgleichung findet auch dann statt, wenn die Lösung und das Wasser durch eine poröse Scheidewand getrennt sind, in welchem Falle man den Vorgang Osmose nennt. Einfach übersehbar sind aber die Vorgänge hier nur, wenn die Scheidewand nur für das Wasser, nicht für die gelöste Substanz durchgängig, oder wie man es ausdrückt, halbdurchlässig (semipermeabel) ist*). In diesem Falle kann nur das Wasser zu der Lösung übertreten, deren Volum also auf Kosten des Wassers beständig zunimmt. Verhindert man dies durch Einschließen der Lösung in einen nicht dehnbaren Behälter, so entwickelt sich im letzteren ein mittels eines Manometers ablesbarer Druck, welcher bis zu einer genau bestimmbaren Grenze ansteigt: der osmotische Druck; derselbe beträgt oft viele Atmosphären.

26. Die Versuche über den osmotischen Druck haben folgende Tatsachen ergeben:

1) Derselbe ist proportional der Konzentration der Lösungen; bezeichnet man ihn mit p, und das Volum der Lösung, welches 1 Mol der Substanz enthält, mit v, so ist der Druck diesem Volum umgekehrt proportional, also $pv =$ const.

2) Der osmotische Druck einer Lösung wächst mit der Temperatur, und zwar für jeden Grad um $^1/_{273}$ seiner Größe; er ist also der absoluten Temperatur proportional (vergl. **10**); folglich ist $pv =$ const. $\times$ T.

3) Der osmotische Druck ist für gleich konzentrierte Lösungen verschiedener Substanzen deren Molekulargewicht proportional, und vom Lösungsmittel unabhängig; er ist also gleich in Lösungen, welche gleich viele Mole im gleichen Volum enthalten. Infolgedessen ist es zweckmäßig, die Konzentration von Lösungen nach Molen statt nach Grammen zu berechnen. Man nennt eine Normallösung eine solche von 1 Mol pro Liter; eine 0,6 proz. NaCl-Lösung ist also $^1/_{9,75}$ oder 0,1026 normal.

4) Der osmotische Druck ist genau derselbe, welchen ein Gas von eben-

*) Solche Scheidewände sind namentlich die Niederschlagsmembranen, welche sich bilden, wenn zwei sich gegenseitig fällende Lösungen mit einander in Berührung kommen, z. B. eine Lösung von Kupfersulfat und von Kaliumferrocyanid. Um mit solchen Membranen, welche sehr zart sind, experimentieren zu können, läßt man sie auf der Innenfläche einer porösen Tonzelle entstehen.

soviel Molen pro Liter bei gleicher Temperatur haben würde. Die Gleichung $pv = RT$ gilt also auch für den osmotischen Druck, und R hat dieselbe Bedeutung wie bei den Gasen (**12**, **14**), wenn die Substanzmenge 1 Mol. ist. Die angeführte Kochsalzlösung hat hiernach bei 0° einen osmotischen Druck von 2,30 Atm., bei 37,5° ($T = 310,5$) einen solchen von 2,61 Atm.

5) Der osmotische Druck einer Lösung mehrerer Substanzen ist gleich der Summe der Einzeldrücke, wenn jeder für die Konzentration der betr. Substanz berechnet wird. Beim osmotischen Ausgleich zwischen zwei Lösungen kommt es, genau wie bei der Osmose der Gase (s. unten), immer nur auf die Konzentrationsdifferenz derselben Substanz in beiden Lösungen, also auf den osmotischen Partiardruck an.

27. Diese Tatsachen zeigen, daß die gelösten Moleküle sich in jeder Hinsicht wie Gasmoleküle verhalten. Es ist daher die Vorstellung (vgl. **10**) gerechtfertigt, daß die gelösten Moleküle beständig in gradliniger Bewegung durch die Lösung schießen, teils auf einander, teils auf die Grenze der Lösung treffend, und daß sie letztere mit der entsprechenden Energie überschreiten, wenn Wasser oder eine Lösung angrenzt; ist letztere in Bezug auf die Einzelsubstanz von gleicher Konzentration, so gleicht sich die Ueberschreitung beiderseits aus, im anderen Falle findet ein ungleicher Uebertritt, also eine Bereicherung der verdünnteren Lösung etc. statt.

28. Bei sehr verdünnten Lösungen findet man den osmotischen Druck erheblich (bis zum Doppelten oder Dreifachen) höher als die Rechnung nach der obigen Formel ergibt. Der Grund liegt in der unten zu erörternden elektrolytischen Dissoziation.

29. Die oben angegebene Art, den osmotischen Druck einer Lösung direkt manometrisch zu messen, ist schwer ausführbar. Es gibt aber bequemere Verfahren, von welchen zwei kurz erwähnt werden sollen.

a) Lösungen haben niedrigere Dampfspannung und demzufolge höheren Siedepunkt als reines Wasser, und die Differenz steht in einer theoretisch herleitbaren Beziehung zum osmotischen Druck; der letztere läßt sich daher aus der Siedepunktserhöhung berechnen. Die hierzu dienende Formel, auf deren Ableitung hier verzichtet wird, lautet für wäßrige Lösungen und für die absolute Temperatur T:

$$P = 4{,}56\ T \log \text{nat} \frac{p}{p'},$$

oder, da p und p' in der Regel wenig verschieden sind, also

$$\log \text{nat} \frac{p}{p'} = \log \text{nat} \left(1 + \frac{p-p'}{p'}\right) = \text{sehr nahe } \frac{p-p'}{p'},$$

$$P = 4{,}56\ T \frac{p-p'}{p'};$$

hierin ist P der osmotische Druck in Atmosphären, p die Dampfspannung des Wassers, p' diejenige der Lösung, beim Sieden. Aus den beobachteten Siedetemperaturen lassen sich die entsprechenden Dampfspannungen mittels Tabellen entnehmen.

b) Lösungen haben einen niedrigeren Gefrierpunkt als reines Wasser, und

wiederum läßt sich der osmotische Druck aus der Gefrierpunktserniedrigung berechnen, und zwar für wäßrige Lösungen nach der einfachen Formel:

$$P = 12{,}03 \cdot t,$$

worin P wiederum den osmotischen Druck in Atmosphären, und zwar für die Temperatur des Gefrierpunkts, und t die Gefrierpunktserniedrigung in Graden bedeutet.

30. Kolloidsubstanzen haben infolge ihres sehr hohen Molekulargewichtes eine im Verhältnis zur Gewichtskonzentration sehr geringe molekulare Konzentration und infolge dessen einen geringen osmotischen Druck.

31. Alle als Endosmose, Osmose, Diffusion bezeichneten Vorgänge lassen sich auf die Tendenz zur Ausgleichung osmotischer Drücke zurückführen, welche stets wirkt, wenn zwei Flüssigkeiten von verschiedenem Drucke direkt oder durch poröse Scheidewände in gegenseitiger Berührung sind. Die Ausgleichung kann durch Uebertritt von Wasser allein oder auch von gelösten Stoffen, wenn die Scheidewand für solche durchgängig ist, erfolgen. Der Wasserübertritt erfordert stets Volumänderungen, welche oft durch die Umstände verhindert werden. Bei feuchten Geweben findet durch osmotischen Wassereintritt Quellung, durch Austritt Schrumpfung statt. Lösungen von gleichem osmotischen Druck heißen isotonisch; bei ungleichem Druck nennt man die eine im Verhältnis zur andern hypo-, resp. hypertonisch.

VI. Osmotische Eigenschaften der Gase. Lockere Gasbindungen.

32. Gase strömen in einen leeren Raum vermöge ihres Expansionsbestrebens, d. h. (**10**) vermöge der Geschwindigkeit ihrer Moleküle, mit einer Geschwindigkeit ein, welche von ihrem Drucke, ihrer Temperatur und von der spezifischen Geschwindigkeit der Moleküle abhängt; die letztere ist der Quadratwurzel der Dichte, d. h. (**12**, 1) des Molekulargewichtes, proportional. Aus der Einströmungsgeschwindigkeit bei sehr enger Oeffnung läßt sich daher die Dichte berechnen.

33. Für jedes Gas verhält sich ein Raum, welcher ein anderes Gas enthält, wie ein Vakuum, weil verschiedene Gase auf einander keinen Druck ausüben. Zwei verschiedene, durch eine enge Oeffnung oder eine poröse Scheidewand mit einander kommunizierende Gase strömen daher mit ungleichen Geschwindigkeiten über, so daß der anfangs gleiche Druck durch die Gasdiffusion ungleich wird. Eine mit Luft gefüllte Blase kollabiert daher in Kohlensäure und schwillt in Wasserstoffgas an; eine mit Wasserstoff gefüllte Tonzelle saugt durch ein kommunizierendes Rohr Wasser ein, wenn sie von Luft umgeben ist.

34. Gase sind in Wasser und anderen Flüssigkeiten in bestimmtem Verhältnis löslich oder, wie man es gewöhnlich ausdrückt, absorbierbar. Das Gewicht der absorbierbaren Menge ist dem Drucke, unter welchem das Gas steht, proportional, also Null beim Drucke Null. Das absorbierbare Volum ist also, wie aus dem Mariotte'schen Gesetze folgt, vom Drucke un-

abhängig. Man drückt daher die Löslichkeit eines Gases in einer Flüssigkeit am besten durch das Gasvolum (unter Normalbedingungen verstanden, vgl. **13**) aus, welches die Volumeinheit der Flüssigkeit absorbieren kann, und nennt diesen Betrag den Absorptionskoëffizienten. Die Absorptionskoëffizienten nehmen mit zunehmender Temperatur im allgemeinen ab. Beim Siedepunkt der Flüssigkeit, auch wenn derselbe durch geringen Atmosphärendruck erniedrigt ist, ist das Absorptionsvermögen Null.

Folgendes sind die Absorptionskoëffizienten einiger Gase für Wasser, in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur t:

Sauerstoff	$0{,}041 - 0{,}0011\,t + 0{,}00002\,t^2$
Wasserstoff	$0{,}069 - 0{,}0002\,t + 0{,}000002\,t^2$
Stickstoff	$0{,}020 - 0{,}0005\,t + 0{,}00001\,t^2$
Stickstoffoxydul . . .	$1{,}305 - 0{,}0454\,t + 0{,}00068\,t^2$
Kohlensäure	$1{,}797 - 0{,}0776\,t + 0{,}00164\,t^2$
Chlor	$3{,}036 - 0{,}0462\,t + 0{,}00011\,t^2$
Schwefelwasserstoff .	$4{,}371 - 0{,}0837\,t + 0{,}00052\,t^2$
Ammoniak	1049,6

35. Die Gasabsorption durch eine Flüssigkeit wird so lange fortgesetzt, bis diese sich mit dem umgebenden Gase für dessen Druck und ihre Temperatur gesättigt hat; umgekehrt gibt die Flüssigkeit Gas ab, falls sie mehr enthält, als dem Sättigungsgrad unter den vorhandenen Umständen entspricht. Als maßgebender Gasdruck der Umgebung ist aber nach **33** nur der Partiardruck des betr. Gases zu betrachten, also z. B. für Sauerstoffabsorption aus der Atmosphäre nur ein Druck von $^1/_5$ Atmosphäre oder 152 mm Hg. An einen Gasraum, welcher das absorbierte Gas überhaupt nicht enthält, muß also die Flüssigkeit das letztere vollständig abgeben, wenn für beständige Abführung der entleerten Mengen gesorgt wird. Am schnellsten gibt auf diese Art die Flüssigkeit ihre Gase ab, wenn ein fremdes Gas in kräftigem Strome durchgeleitet wird.

36. Zur Befreiung einer Flüssigkeit von absorbierten Gasen stehen also folgende Mittel zur Verfügung: 1. Einbringen in ein stets erneuertes Vakuum, 2. Auskochen, 3. Durchleiten eines fremden Gases. Zweckmäßig vereinigt man mehrere dieser Mittel (Auskochen im Vakuum).

Sollen diese Gase nicht bloß entleert, sondern auch gesammelt werden, so ist die Anwendung eines stets erneuerten Toricelli'schen Vakuums am zweckmäßigsten. Hierzu dient meist die in Fig. 3 schematisch abgebildete Quecksilberpumpe von Helmholtz und Geissler, welche ganz aus Glas besteht. Zuerst denke man sich das Rohr m aus dem Schliff über dem Hahn a entfernt. Der Hahn a hat zwei Bohrungen und gestattet den Raum A 1) oben abzusperren, 2) mit der äußeren Luft (resp. dem Rohr m) zu verbinden, 3) mit den Apparaten EFG . . . zu verbinden. Wird bei Stellung 2 die Kugel D gehoben, so füllt sich durch den Gummischlauch C das Rohr BA bis über den Hahn mit Quecksilber; wird jetzt bei Hahnstellung 1 die Kugel genügend gesenkt, so bildet sich in A ein Toricelli'sches Vakuum; letzteres kann bei Hahnstellung 3 zur Evakuierung der Apparate E—J wie ein Pumpenstiefel benutzt werden, indem die

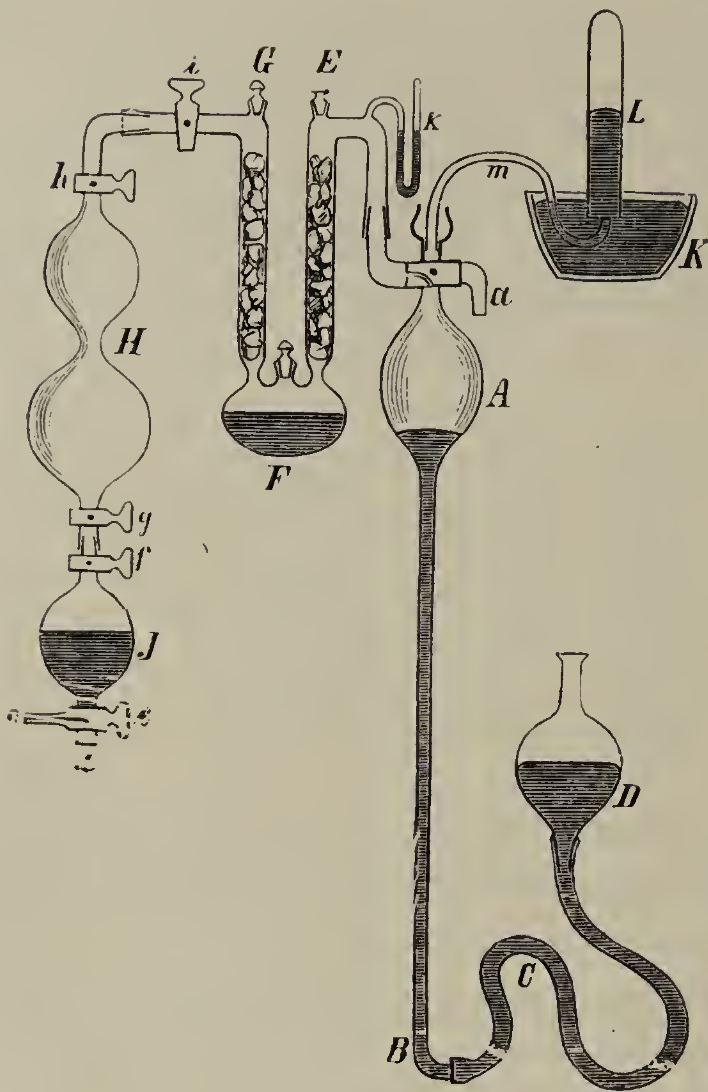


Fig. 3.

abgesogene Luft immer bei Stellung 2 durch Heben von *D* ausgetrieben, und das Vakuum dann erneuert wird. Durch vielfache Wiederholung ist schließlich der Raum *E—J* völlig luftleer. Jetzt wird das Rohr *m* eingesetzt und durch Heben von *D* bei Stellung 2 mit Quecksilber gefüllt. Nunmehr wird die zu entgasende Flüssigkeit in die leere Kugel *J* durch den Hahn *ce* eingesogen; dieselbe fängt sofort an ihre Gase an das Vakuum abzugeben; der in *A* übergegangene Anteil wird ab und zu durch Heben von *D* in den pneumatischen Zylinder *L* übergeführt und das Vakuum jedes Mal erneuert; dies wird so lange fortgesetzt, wie die Flüssigkeit noch Gas abgibt. Diese Gasabgabe wird sehr beschleunigt durch lebhaftes Sieden der Flüssigkeit, welches befördert wird: 1) durch Erwärmen der Kugel *J* in einem Wasserbad, 2) durch Erniedrigung des Dampfdruckes mittels des Trockenapparates *EFG* (Bimstein mit Schwefelsäure oder dergl.). Die Kugeln *H* dienen bei schäumenden Flüssigkeiten, z. B. Blut, zur Aufnahme des Schaumes, welcher in *J* zurückfließt.

37. Die angeführten Absorptionsgesetze lassen sich darauf zurückführen, daß die Gase auch in Flüssigkeiten gelöst ihre Gasnatur insofern behalten, als sie ein Expansionsbestreben, eine Spannung haben; Gleichgewicht, d. h. Sättigungsgehalt der Flüssigkeit für die bestehenden Umstände, tritt dann ein, wenn diese Spannung gleich ist der Spannung (dem Drucke) des betr. Gases im Außenraum. Bei Spannungsverschiedenheit nimmt die Flüssigkeit Gas auf oder gibt solches ab. Durch Schütteln wird die Ausgleichung beschleunigt.

38. Die Spannung eines absorbierten Gases ist, wie sich leicht ergibt, dem in dem Flüssigkeitsvolum enthaltenen Gasgewicht proportional, wie bei freien Gasen. Jedoch ist sie nicht wie bei freien Gasen der Anzahl Mole, unabhängig von deren Natur, proportional, sondern gehorcht keinem bekannten für alle Gase gültigen Gesetz; sie ist umgekehrt proportional den Absorptionskoëffizienten. Sie wächst ferner mit der Temperatur, ist aber nicht, wie bei den freien Gasen, der absoluten Temperatur proportional.

39. Die Gasspannungen einer Flüssigkeit lassen sich stets durch Ausgleichung (Schütteln) mit irgend einem Gasquantum, und Analyse des letzte-

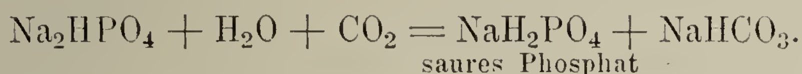
ren nach der Ausgleichung feststellen. Zu beachten ist aber, daß diese Bestimmung nur den Zustand nach der Ausgleichung angibt; soll letztere den ursprünglichen Zustand möglichst wenig ändern, so muß 1) das Quantum des Schüttelgases möglichst klein sein im Verhältnis zu demjenigen der Flüssigkeit; 2) das Schüttelgas von vornherein möglichst gleiche Gasspannung mit der Flüssigkeit besitzen, was man auf Grund eines Vorversuches verwirklichen kann. Bei einfach absorbierten Gasen lassen sich übrigens die Gasspannungen auch durch Auspumpen und Analysieren der Gase ermitteln.

40. Lösungen nehmen im allgemeinen weniger Gas auf, d. h. sie haben niedrigere Absorptionskoëffizienten, als das Lösungsmittel an sich. Eine Ausnahme machen Lösungen solcher Stoffe, welche Gase chemisch binden können; so kann Bi-Natriumkarbonat (Soda, Na_2CO_3) durch Bindung von Kohlensäure sich in Mono-Natriumkarbonat (meist Natriumbikarbonat genannt, $NaHCO_3$) verwandeln, nach der Formel



$$Na_2CO_3 + H_2O + CO_2 = 2\,NaHCO_3.$$

Das Mono-Natriumkarbonat gibt aber durch die umgekehrte Umsetzung Kohlensäure ab, sobald solche entweichen kann, d. h. es besitzt eine Kohlensäurespannung, welche, wie alle Gasspannungen, mit der Temperatur steigt. Man kann also eine Lösung dieses Salzes durch Auskochen oder Evakuieren oder Durchleiten fremder Gase in eine Sodalösung zurückverwandeln, d. h. das eine Molekül CO_2 durch dieselben Mittel wie ein absorbiertes Gas austreiben; man bezeichnet diesen CO_2-Anteil als „locker chemisch gebunden". Aehnlich wie Soda verhält sich neutrales Natriumphosphat gegen eingeleitete Kohlensäure, nach der Formel:



$$Na_2HPO_4 + H_2O + CO_2 = \underset{\text{saures Phosphat}}{NaH_2PO_4} + NaHCO_3.$$

Endlich verhält sich so auch Hämoglobin (Kap. VIII) gegen Sauerstoff (und einige andere Gase); es entsteht Oxy-Hämoglobin, welches 1 Molekül Sauerstoff durch die angegebenen Mittel abgibt, also eine Sauerstoffspannung hat.

Lösungen solcher Stoffe, wie Soda oder Hämoglobin, nehmen also von dem betr. Gase außer dem vom Wasser absorbierten, dem Drucke proportionalen Anteil noch einen anderen, meist viel größeren auf, welcher vom Drucke unabhängig ist und in festem Verhältnis zu der gelösten Substanzmenge steht. Die Gasspannung solcher Lösungen ist also auch nicht wie bei nur absorbierten Gasen dem in ihnen enthaltenen Gasgewicht, sondern nur dem absorbierten Anteil proportional; hierzu kommt noch die von der chemisch gebundenen Menge unabhängige Dissoziationsspannung der chemischen Verbindung; diese letztere Spannung steigt ebenfalls mit der Temperatur. Aus der chemischen Verbindung kann nur dann Gas entbunden werden, wenn der Partiardruck des betr. Gases im Außenraum, resp. Schüttelgas, kleiner ist als der für jede Temperatur feste Wert der Dissoziationsspannung.

VII. Stationäre Bewegung von Flüssigkeiten und Gasen.

41. Das Grundgesetz der Bewegung tropfbar und elastisch flüssiger Körper ist, daß dieselben stets von Orten höheren zu Orten niedrigeren Druckes strömen. Die Geschwindigkeit der Strömung ist unter sonst gleichen Umständen dem Druckgefälle proportional. Bei tropfbaren Flüssigkeiten, welche mit freier Oberfläche strömen (Bäche, Flüsse) tritt an die Stelle des Druckes das Niveau, d. h. sie bewegen sich im Sinne der Schwere zu tieferen Niveau's.

42. Die Geschwindigkeit wird außer dem Druckgefälle auch durch den Strömungswiderstand beeinflußt, welcher in der Reibung der Flüssigkeitsteilchen an den Wänden des Strombettes und an einander („innere" Reibung) begründet ist. Bei offener Strömung findet auch Reibung an der Luft statt. Die letztere bewirkt, daß, wenn Flüssigkeit an einer Oeffnung eines lufthaltigen Raumes vorüberströmt, Luft aus letzterem mitgerissen wird, was zum Saugen und Evakuieren benutzt werden kann (Wasser- und Quecksilber-Strahlpumpe).

43. Beim Strömen von Wasser (oder Blut etc.) durch gleichmäßig weite Röhren ist der Widerstand überall gleich, also der Widerstand eines Röhrenstücks dessen Länge proportional. Der Widerstand ist ferner annähernd der Weite (dem Querschnitt) umgekehrt proportional; je enger aber das Rohr ist, um so mehr prävaliert der vom Querschnitt unabhängige Einfluß der Wandreibung, und um so ungleicher wird die Geschwindigkeit in verschiedenen Abständen von der Wand; die äußerste Wandschicht kann bei einer die Wand benetzenden Flüssigkeit als stillstehend betrachtet werden, in der Axe des Rohres ist umgekehrt die Geschwindigkeit am größten; die verschiedenen Geschwindigkeiten der konzentrischen Schichten sind durch die innere Reibung bedingt, indem jede sich an der nächst äußeren reibt.

44. Bei Kapillarröhren kann man also von einer Geschwindigkeit in gewöhnlichem Sinne (Weglänge dividiert durch die erforderliche Zeit) nur sprechen für einen bestimmten Abstand von der Wand, dagegen läßt sich die sogen. Volumgeschwindigkeit, d. h. das in der Zeiteinheit durchfließende (ausströmende) Volum, stets angeben. Dividiert man dies Volum durch den Querschnitt, so erhält man eine mittlere Längengeschwindigkeit.

45. Ist die Röhre so eng, daß die Triebkraft der strömenden Masse keine Beschleunigung erteilen kann (53), so ist die Volumgeschwindigkeit einfach der Quotient aus der Triebkraft K und dem Widerstande W, d. h.

$$V = \frac{K}{W}.$$

Der Widerstand ist aber erfahrungsmäßig proportional der Rohrlänge l (s. oben) und umgekehrt proportional der 4. Potenz des Radius, also

$$W = \rho \cdot \frac{l}{r^4},$$

worin ρ eine von Wandmaterial und Flüssigkeit, außerdem von der Temperatur abhängige Konstante, so daß

$$V = \frac{r^4 K}{\rho l}.$$

Diese Formel heißt das Poiseuille'sche Gesetz. Für die Triebkraft K läßt sich, wenn der Ausfluß aus einem Reservoir geschieht, die Wasserhöhe h desselben einsetzen*). Die Konstante ρ wird als Koëffizient der inneren Reibung oder zweckmäßiger als Viskositätskoëffizient bezeichnet**), er nimmt mit zunehmender Temperatur ab. Setzt man ihn für Wasser von $15^0 = 1$, so ist er für Quecksilber ca. 1,2, für Olivenöl 73,0, für Glyzerin 173,7. Anderes s. unter Blut.

46. Besonders große örtliche Widerstände entstehen an solchen Stellen, an welchen das Strombett sich plötzlich ändert, so in Röhren an Stellen plötzlicher Verengerung oder Erweiterung; als plötzliche Erweiterung ist auch die Mündung ins Freie aufzufassen; an solchen Stellen entstehen neben der einfach fortschreitenden Bewegung Wirbelbewegungen, welche mit besonderer Reibung verbunden sind.

47. Das Druckgefälle ist für jede Strömung (auch für elektrische, s. unten) sowohl der Volumgeschwindigkeit wie dem Widerstande proportional. Stellt man das Druckgefälle durch eine Kurve dar (Axe der Strombahn als Abszissenaxe, Drücke als Ordinaten), so verläuft dieselbe bei überall gleichem Widerstande als geneigte grade Linie; an Stellen mit besonderen Widerständen (Wirbelstellen, **46**) erfolgt der Druckabfall mit einem Knick. Die Steilheit der Gefälllinie ist überall ein Ausdruck der Volumgeschwindigkeit und zugleich des lokalen Widerstands.

Bei Strömungen in Röhren kann an jeder Stelle der Druck durch ein angesetztes Steigrohr gemessen werden, wie in den Schematen Fig. 4 u. 5. Der Druck wird durch die Wassersäule im Steigrohr ausgedrückt; statt dessen kann man auch U-förmige Quecksilbermanometer wie bei a, Fig. 4, verwenden; der auftretende Niveauunterschied ist dann nur $^1/_{13,6}$ desjenigen in einem Wassermanometer oder in einem graden Steigrohr für Wasser.

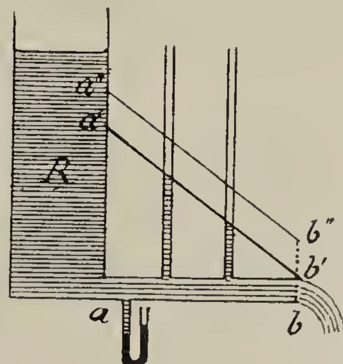


Fig. 4.

Fig. 4 stellt den Ausfluß aus dem Reservoir R durch das zylindrische Rohr ab dar. Die grade Linie $a'b'$ ist in diesem Falle die Kurve des Druckgefälles; bis zu ihr steigt das Wasser in allen Steigröhren. Der abgelesene Druck stellt aber durchaus nicht zugleich die an Ort und Stelle wirkende Triebkraft dar, da letztere nicht allein den Druck, sondern auch die Geschwindigkeit unterhält. Der in letzterer liegende Triebkraftsanteil läßt sich aber ebenfalls durch eine Höhe darstellen, nämlich als diejenige Höhe, aus welcher die

*) Bei freiem Ausfluß aus dem Reservoir wäre nach dem Toricelli'schen Theorem die Längengeschwindigkeit der Teilchen gleich der zu der Fallhöhe h gehörigen Geschwindigkeit $v = \sqrt{2gh}$.

**) Manche geben den reziproken Wert von ρ, d. h. $k = 1/\rho$ an.

Teilchen herabfallen müßten, um die betr. Längengeschwindigkeit zu erlangen, nach der Gleichung $v = \sqrt{2gh}$ (**45**, Anm.), also $h = v^2/2g$. Diese Höhe nennt man die Geschwindigkeitshöhe. Für ein gleichmäßiges Rohr ist sie natürlich überall gleich; in Fig. 4 ist sie $= a'a''$ angenommen; die Triebkräfte werden also für jede Stelle durch die bis zur Linie $a''b''$ reichenden Vertikalen angegeben. Das Reservoir *R* stellt die Höhe der ursprünglichen Triebkraft dar, also müßte die Linie $a''b''$ das Niveau der Flüssigkeit erreichen, wenn nicht an der Ausflußstelle *a* ein besonderer Wirbelwiderstand seinen Sitz hätte (**46**).

48. Beim Durchfluß durch eine Röhre von nicht überall gleicher Weite muß bei stationärer Strömung durch jeden Querschnitt in gleicher Zeit gleich viel Wasser fließen, da weder ein Vakuum auftreten soll noch eine Verdichtung stattfinden kann; d. h. die Volumgeschwindigkeit oder das Sekundenvolum muß in jedem Querschnitt dieselbe, also die Längengeschwindigkeit dem Querschnitt umgekehrt proportional sein.*)

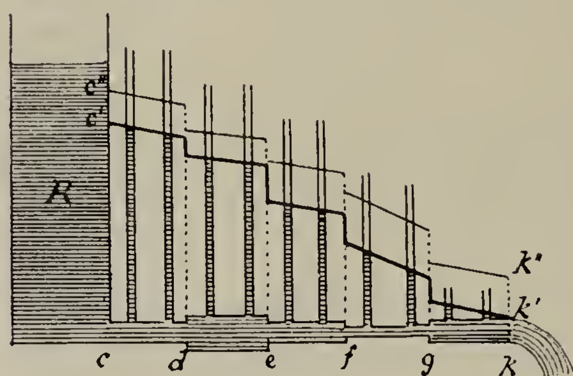


Fig. 5.

Für einen solchen Fall stellt in Fig. 5 die geknickte Linie $c'k'$ das Druckgefälle dar; diese Linie zeigt plötzliche Abfälle an den Wirbelstellen, d. h. an den Stellen plötzlicher Verengerungen und Erweiterungen; für jede Rohrabteilung ist ferner die Neigung der Linie um so größer je enger sie ist, da die Neigung die Geschwindigkeit ausdrückt. Die obere Linie $c''k''$ ist wieder die der Triebkräfte; die Geschwindigkeitshöhen zwischen $c'k'$ und $c''k''$ wechseln ebenfalls mit der Rohrweite.

49. Bei verzweigten Röhrensystemen hat als Querschnitt überall die Summe aller Querschnitte zu gelten, in welche die gesamte Bahn an irgend einer Stelle verteilt ist (der sog. Gesamtquerschnitt). Auch hier muß bei stationärer Strömung durch jeden Gesamtquerschnitt gleich viel in der Zeiteinheit gehen; die mittlere Längengeschwindigkeit eines Gesamtquerschnittes ist also dessen Größe umgekehrt proportional. In den einzelnen Zweigen desselben Gesamtquerschnitts sind die Volumgeschwindigkeiten deren Widerständen umgekehrt proportional. An jeder Teilungs- oder Vereinigungsstelle sitzt ein besonderer Wirbelwiderstand.

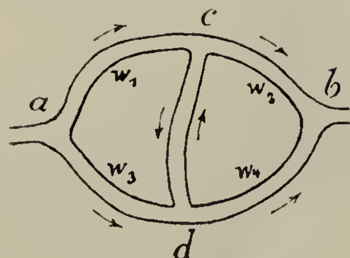


Fig. 6.

50. Bei verzweigten Systemen mit stationärer Strömung hängt in Querverbindungen, wie *cd* (Fig. 6) die Stromrichtung von den Widerstandsverhältnissen in den Abschnitten *ac* (w_1), *cb* (w_2), *ad* (w_3), *db* (w_4) ab. In *cd* herrscht Stillstand, wenn $w_1 : w_2 = w_3 : w_4$ oder $w_1 w_4 = w_2 w_3$. Ist $w_1 w_4 >$ oder $< w_2 w_3$ so erfolgt Bewegung im Sinne des kleineren Widerstandsproduktes.

*) Dies zeigt sich auch an offenen Wasserläufen. Flüsse haben an verengten Stellen Stromschnellen, an Erweiterungen zu Seen nur unmerkliche Strömung, wodurch die Seen eine klärende Wirkung auf das Wasser haben und an ihrem oberen Ende versanden.

51. Alle vorstehenden Beziehungen gelten auch für Strömungen von Gasen, nur ist zu berücksichtigen, daß hier höherem Drucke auch höhere Dichte entspricht.

VIII. Nicht stationäre Bewegungen.

52. Jede Masse und jedes Massenteilchen hat die Eigenschaft, wenn keine Kraft einwirkt, in Ruhe zu verharren oder ihre Bewegung mit der vorhandenen Geschwindigkeit fortzusetzen (Beharrungsvermögen oder Trägheit). Nur eine einwirkende Kraft kann die Geschwindigkeit vermehren oder vermindern (positive oder negative Beschleunigung), und die Kraft wird durch das Produkt aus Masse und Beschleunigung gemessen (2). Konstant einwirkende Kräfte, wie die Schwerkraft beim Fall oder Wurf, verursachen daher eine gleichmäßig beschleunigte resp. gleichmäßig verlangsamte Bewegung.

Die Geschwindigkeit u eines sich bewegenden Punktes wird gemessen durch das Verhältnis der Weglängen x zu den verbrauchten Zeiten t. Bei konstanter Geschwindigkeit ist also einfach $u = x/t$. Inkonstante Geschwindigkeiten können für jedes Zeitelement dt durch das in demselben zurückgelegte Wegelement dx gemessen werden; es ist also ganz allgemein

$$u = \frac{dx}{dt}.$$

Die Beschleunigung ist die Veränderung der Geschwindigkeit in der Zeit und wird daher bestimmt durch die in dem Zeitelement dt erfolgte Geschwindigkeitsänderung du, wird also gemessen durch den Quotienten $du/dt = d^2x/dt^2$. Der Ausdruck für eine Kraft ist also nach **2**:

$$m\frac{du}{dt} = m\frac{d^2x}{dt^2}.$$

Für die Schwerkraft hat die Kraft den konstanten Betrag mg; es ist also hier

$$m\frac{du}{dt} = m\frac{d^2x}{dt^2} = mg,$$

woraus durch Integration, unter der Voraussetzung, daß die Bewegung zur Zeit $t = 0$ beginnt, die bekannten Fallgesetze folgen:

$$u = gt \qquad \text{und} \qquad x = \frac{g}{2}t^2.$$

53. Die Reibung, welche meist von der Geschwindigkeit abhängt, wirkt der Kraft entgegen und kann bei einer gewissen Größe die beschleunigende Wirkung der Kraft aufheben, um so leichter, je kleiner die sich bewegende Masse. So fällt ein Stück Papier in der Luft nicht beschleunigt, sondern sinkt langsam und gleichmäßig zu Boden. Die Schwere muß gewissermaßen in jedem Zeitteilchen den Körper von neuem in Bewegung setzen, da die schon erlangte Geschwindigkeit durch die Reibung sofort wieder aufgehoben (amortisiert) wird.

Ist bei einem fallenden Körper die Reibung der Geschwindigkeit proportional,

so kommt, wenn ε die Reibungskonstante ist, von der Kraft mg der Betrag εu in Abzug; es ist also

$$m\frac{du}{dt} = mg - \varepsilon u,$$

woraus durch Integration, wenn wieder die Bewegung zur Zeit $t = 0$ beginnt, folgt:

$$u = \frac{mg}{\varepsilon}\left(1 - e^{-\frac{\varepsilon}{m}t}\right),$$

worin e die Basis der natürlichen Logarithmen. Ist ε groß im Verhältnis zur Masse m, so verschwindet das zweite Glied der Klammer sehr schnell, und der Fall erfolgt dann nicht mehr beschleunigt, sondern mit der konstanten, sehr geringen Geschwindigkeit mg/ε.

54. Greift eine beständig wechselnde Kraft an einer Masse an, so entsteht vermöge der Interferenz der beschleunigenden Wirkungen eine oft sehr verwickelte Bewegung, aus welcher der zeitliche Verlauf der Kraft nur sehr schwer zu entnehmen ist. Ist aber die Masse gering und die Reibung groß, so verläuft die Bewegung wegen der Amortisation der Beschleunigungswirkungen ganz entsprechend der in jedem Augenblick wirkenden Kraftgröße und Kraftrichtung; der Körper wird durch die Kraft, wie man es ausdrücken kann, „geführt“, und die Trägheit hat keinen Einfluß.

55. Elastische Gebilde haben die Eigenschaft, durch angreifende Kräfte zunächst deformiert (komprimiert, gedehnt, verbogen) zu werden, darauf aber zu ihrem ursprünglichen Zustande zurückzukehren. Die auf die Deformation verwendete Arbeit wird also als potentielle Energie bis zur Rückgängigmachung der Deformation aufgespeichert. Bei elastischen Körpern und Medien, welche an einer Stelle deformiert sind, wird die Deformation auf die Nachbarschaft übertragen und wandert so in der Zeit nach einer bestimmten Richtung, oder in Medien wie die Luft nach allen Richtungen, weiter, während sie an den früher ergriffenen Stellen verschwindet. Eine solche Wellenbewegung erfolgt mit einer in homogenen Substanzen konstanten Geschwindigkeit, welche im allgemeinen proportional ist der Quadratwurzel aus der elastischen Kraft der Substanz und umgekehrt proportional der Quadratwurzel aus der bewegten Masse. Die Energie muß dabei natürlich erhalten bleiben. Bei Wellenbewegung der Luft, welche von einer primären Stelle sich in konzentrischen Kugelschalen ausbreitet, muß daher die Energie in jeder Kugelschale dieselbe sein, so weit nicht Verluste in Gestalt von Reibungswärme auftreten, also in jedem Elemente dem Quadrate der Entfernung vom Ausgangspunkt umgekehrt proportional sein.

56. Einen Fall von Wellenbewegung zeigen mit inkompressibler Flüssigkeit gefüllte Röhren mit elastischer Wand (Gummiröhren, mit Wasser gefüllt). Jede an einer Stelle hervorgebrachte Gleichgewichtsstörung, z. B. eine Kompression, pflanzt sich mit gleichmäßiger Geschwindigkeit längs der Röhre fort; die Einbuchtung verschwindet an der Kompressionsstelle und

wiederholt sich an jeder Stelle um so später, je entfernter sie von jener ist. Die Geschwindigkeit gehorcht dem eben angegebenen Gesetze. Am geschlossenen Röhrenende kann die Welle reflektiert werden. Durch den Widerstand wird die Welle, wie jede Trägheitserscheinung, geschwächt (53); sie wird also geringer, wo das Rohr enger wird, komprimiert wird, oder sich verzweigt, und kann durch solche Umstände plötzlich oder allmählich ganz amortisiert werden.

Solche Wellen entstehen auch dann, wenn in den Anfangsteil des Schlauches plötzlich ein Flüssigkeitsquantum eingetrieben wird; die hierdurch entstehende Erweiterung und Drucksteigerung des Anfangsteiles pflanzt sich wellenartig fort.

Bei solchen Vorgängen mischt sich außer der Trägheit der elastischen Wand auch die Trägheit der durch die Eintreibung verschobenen Flüssigkeit ein. Injiziert man plötzlich Wasser in ein mit Wasser gefülltes starres Rohr, welches am anderen Ende Abfluß gestattet, so kann im Anfangsteil durch die träge Fortbewegung des Wassers ein Vakuum entstehen: an einem hier angesetzten Manometer zeigt sich nach dem anfänglichen Ueberdruck ein rasch vorübergehender negativer Druck. Ist das Rohr elastisch, so folgt der anfänglichen Erweiterung eine Verengerung, und diese negative Nachschwankung zeigt sich vermöge der Elastizität der Wand auch an jeder folgenden Stelle, welche von der Welle passiert wird.

IX. Elastische Schwingungen. Schall.

57. Ein elastisches Gebilde, welches deformiert worden ist, schnellt durch seine elastische Kraft in seinen Ruhezustand zurück, überschreitet aber denselben vermöge seiner Trägheit, verändert sich also in entgegengesetztem Sinne, und dies wiederholt sich, soweit nicht Widerstände amortisierend wirken, beständig, so daß elastische Schwingungen entstehen.

Die Gesetze derselben lassen sich für einen Punkt des Gebildes leicht angeben, wenn man annimmt, daß die elastische Kraft stets der Deformation entgegenwirkt, und deren Betrag proportional ist, was nur für sehr kleine Deformationen zutrifft. Ist m die Masse des Punktes und y der Betrag der Deformation zur Zeit t (die sog. Elongation), so ist hiernach die Kraft (Masse × Beschleunigung) für die Masseneinheit (vergl. **52**)

$$\frac{d^2y}{dt^2} = -k^2 y. \qquad (1)$$

worin k^2 eine Konstante. Ist Reibung vorhanden, so bewirkt dieselbe wieder eine der Geschwindigkeit proportionale Gegenkraft, so daß man erhält, wenn 2ε die der Reibung (Dämpfung) entsprechende Konstante

$$\frac{d^2y}{dt^2} = -k^2 y - 2\varepsilon \frac{dy}{dt}$$

oder

$$\frac{d^2y}{dt^2} + 2\varepsilon \frac{dy}{dt} + k^2 y = 0. \qquad (2)$$

Das vollständige Integral der Gleichung (1) ist

$$y = a \sin kt + b \cos kt,$$

wofür man auch schreiben kann

$$y = A \sin (kt + q), \quad \dots\dots\dots\dots \quad (3)$$

worin $A = \sqrt{a^2 + b^2}$ und $tg\, q = b/a$.

Das Integral der Gleichung (2) ist (vorausgesetzt, daß $k > \varepsilon$, s. unten):

$$y = A e^{-\varepsilon t} \sin (\sqrt{k^2 - \varepsilon^2}\; t + q) \quad \dots\dots\dots \quad (4)$$

Ohne Dämpfung macht also der Punkt eine Sinusschwingung von der Amplitude A, und zeichnet auf einer Fläche, welche senkrecht zur Schwingungsrichtung mit gleichförmiger Geschwindigkeit vorübergeführt wird, eine Sinuskurve $SSSS$ (Fig. 7). q bezeichnet, in welchem Abszissenabstand vom Anfangspunkt 0 der Zeitzählung der Punkt in positivem Sinne die Gleichgewichtslage passiert, oder die „Phasenverschiebung" der Schwingung. Bei einer einfachen Schwingung kann man stets die Zeit von einem solchen Durchgang an zählen, also $q = 0$ setzen. Mit Dämpfung entsteht eine ebensolche Sinusschwingung, deren Amplitude aber wegen des Faktor $e^{-\varepsilon t}$ in geometrischer Progression mit der Zeit abnimmt. In der entsprechenden Kurve $STTT$ (Fig. 7) verhält sich also $A_1 : A_2 = A_2 : A_3 = A_3 : A_4$ etc., und die Kurve wird von den logarithmischen Linien ab, $a'b'$ berührt. Die Dauer einer ganzen Hin- und Herschwingung ist um so kürzer, je größer die Elastizitätskonstante k; nennt man diese Dauer ϑ (auch Periode genannt), so ist bei ungedämpfter Schwingung $\vartheta = 2\pi/k$, und bei gedämpfter $\vartheta = 2\pi/\sqrt{k^2 - \varepsilon^2}$, also ist die gedämpfte Schwingung langsamer als die ungedämpfte*). Führt man die Größe ϑ in die Gleichung (3) ein, so erhält man (für $q = 0$)

Fig. 7.

$$y = A \sin 2\pi \frac{t}{\vartheta}$$

und wenn man $1/\vartheta = n$ setzt (s. unten):

$$y = A \sin 2\pi nt. \quad \dots\dots\dots\dots \quad (5)$$

Ebenso läßt sich Gleichung (4) umformen.

Ganz ähnliche Gleichungen gelten auch für Schwingungen durch die Schwere (Pendelbewegung) oder durch Magnetismus (Schwingung eines Galvanometer-Magneten).

Ist die Dämpfung so groß, daß $\varepsilon = k$ oder $\varepsilon > k$, so wird Gleichung (4) ungiltig, da dann $\sqrt{k^2 - \varepsilon^2} = 0$ oder imaginär wird. Die Bewegung ist dann nicht mehr schwingend, sondern der Punkt kehrt aperiodisch in seine Gleichgewichtslage zurück, ohne dieselbe zu überschreiten; der Fall ist ähnlich den in **53** und **54** erwähnten.

Aus Gl. (5) ergiebt sich als Geschwindigkeit des schwingenden Punktes (vgl. **52**):

$$u = \frac{dy}{dt} = 2\pi nA \cos 2\pi nt;$$

*) In Fig. 7 ist die Dauer der gedämpften und der ungedämpften Schwingung gleich angenommen, d. h. bei ersterer würde $\sqrt{k^2 - \varepsilon^2}$ so groß sein, wie k bei der letzteren.

dieselbe ist = 0 in den beiden extremen Lagen, und maximal bei den Durchgängen durch die Gleichgewichtslage, nämlich $2\pi nA$. Die Energie der Schwingung ist also in den Extremlagen vollkommen potentiell, in den Durchgangslagen vollkommen kinetisch; ferner ergibt sich dieselbe, da sie (nach 4) n^2, also n^2A^2 proportional ist, dem Quadrate der Amplitude und der Schwingungszahl proportional. Man nennt diese Energie, auf das Massenteilchen bezogen, die Schallintensität.

58. In einem kontinuierlichen elastischen Medium, z. B. in Luft, teilt sich die Schwingung eines Punktes den Nachbarpunkten mit und pflanzt sich wellenförmig fort (über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit s. 55). Die Strecke, welche zurückgelegt wird, während ein Punkt des Mediums eine ganze Schwingung macht, also in der Zeit ϑ, nennt man die Wellenlänge λ. Ist c die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, so muß offenbar sein

$$c = \frac{\lambda}{\vartheta} \quad \text{oder} \quad \lambda = c\vartheta.$$

Als Schwingungszahl n bezeichnet man die Anzahl ganzer Schwingungen in einer Sekunde; es ist also, wenn ϑ in Sekundenbruchteilen angegeben wird, $n = 1/\vartheta$ oder $\vartheta = 1/n$, also auch

$$c = n\lambda \quad \text{oder} \quad \lambda = \frac{c}{n}.$$

In der Luft ist für Schallschwingungen $c = 331$ m; ein Ton von 1000 Schwingungen p. sek hat also eine Wellenlänge von 33,1 cm. Im Wasser ist dagegen $c = 1410$ m, also für denselben Ton die Wellenlänge 141 cm.

59. Wenn zwei Schwingungen demselben Teilchen mitgeteilt werden, so setzen sie sich zu einer resultierenden Schwingung zusammen, und zwar, wenn beide in derselben Richtung erfolgen, einfach so, daß in jedem Augenblicke die wirkliche Elongation die algebraische Summe der beiden Einzelelongationen ist. Sind die Richtungen verschieden, so ist die wirkliche Elongation die Diagonale des aus den letzteren konstruierten Parallelogramms.

Aus diesem Prinzip läßt sich ableiten, daß zwei in derselben Linie von entgegengesetzten Seiten her sich begegnende Schwingungen von gleicher Periode und gleicher Amplitude sich in gewissen äquidistanten Punkten aufheben, so daß in diesen Punkten beständige Ruhe herrscht; man nennt dieselben Knotenpunkte. In der Mitte zwischen je zwei Knotenpunkten hat die resultierende Schwingung die größte Amplitude; diese Punkte heißen Bauchpunkte. In zwei benachbarten Bauchpunkten hat die Elongation jederzeit dieselbe Größe, aber entgegengesetztes Vorzeichen. Der Abstand zweier Knoten- oder Bauchpunkte heißt die Länge der stehenden Welle. Sie ist halb so groß wie die Wellenlänge λ der fortschreitenden Welle.

60. Wird ein elastischer fester Körper durch Erschütterung, Streichen oder dgl. zum Schwingen gebracht, so entstehen Schwingungen der verlagerten Punkte, welche sich bis zu den Enden fortpflanzen, daselbst reflektiert werden und in mannigfachster Weise sich gegenseitig stören. Nur solche Schwingungen gelangen aber zu größerer Entwicklung, welche stehende Wellen

von geeigneter Lage bilden können. Daher gibt ein Stahlstab (Stimmgabel), eine gespannte Saite, bei geeigneter Einwirkung ganz bestimmte Töne, und zwar durch stehende Wellen. Dieselben sind immer so beschaffen, daß sie an den befestigten Stellen (eine bei der Stimmgabel, zwei bei der Saite) ihre Knotenpunkte, an den beweglichsten Stellen (Enden der Stimmgabelzinken, Mitte der Saite) ihre Bauchpunkte haben.

Eine Saite bildet daher am leichtesten eine stehende Schwingung von ihrer eigenen Länge l, woraus sich die Gesetze der Tonhöhe ableiten lassen. Der stehenden Welle von der Länge l entspricht eine fortschreitende Welle von der Länge $\lambda = 2\,l$, also ist die Schwingungszahl $n = c/2\,l$, wenn c die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen längs der Saite; also ist die Schwingungszahl umgekehrt proportional der Saitenlänge. Da ferner nach **55** c proportional ist der Quadratwurzel aus der elastischen Kraft, und letztere wesentlich von der Spannung abhängt, so ist n proportional der Quadratwurzel aus der Spannung (bei Spannung durch ein Gewicht drückt letzteres die Spannung aus).

Eine an einem Ende befestigte Lamelle, z. B. Metallzunge, Stimmgabelzinke, macht nach dem angeführten Prinzip stehende Schwingungen, deren Länge doppelt so groß ist als die Zinkenlänge, also ist $\lambda = 4\,l$ und $n = c/4\,l$; da aber bei solchen Körpern die Elastizität, also auch c (**55**, **60**), von der Länge abhängt, ist die Beziehung der Schwingungszahl zur Länge verwickelt.

Bei einer Labialpfeife, d. h. einem Rohre, das an einem festen Ende durch einen vorbeigehenden Luftstrom aus einer Spalte angeblasen wird, muß an diesem Ende stets ein Bauch sein: am anderen Ende ist ebenfalls ein Bauch, wenn dasselbe offen, und ein Knoten, wenn dasselbe geschlossen ist. Bei offnen Pfeifen von der Länge l ist also die stehende Welle $= l$, also $\lambda = 2\,l$, bei gedackten Pfeifen ist erstere $= 2\,l$, also $\lambda = 4\,l$; da $n = c/2\,l$, resp. $c/4\,l$, geben gedackte Pfeifen nur die halbe Schwingungszahl gleich langer offener, d. h. die tiefere Oktave der letzteren. Um die Note C_1 von 32 Schw. zu geben, müßte also eine offene Pfeife $^{331}/_{64} = 5{,}2$ m lang sein. (Genau trifft dies nicht zu, weil die Schallgeschwindigkeit in Röhren nicht dieselbe ist wie in freier Luft, und weil der untere Bauch nicht genau am Ende der Röhre liegt.)

61. Außer an den schon angegebenen Punkten können aber Knoten- und Bauchpunkte auch an anderen Stellen liegen; und in der Tat entstehen außer der bisher betrachteten Hauptschwingung stets auch andere. So kann

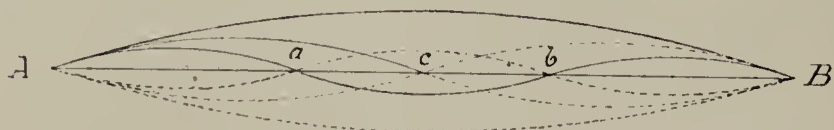


Fig. 8. (Der untere Bogen zwischen c und b soll ausgezogen, nicht punktiert sein.)

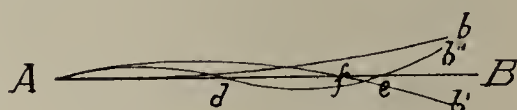


Fig. 9.

eine Saite AB (Fig. 8) auch in der Mitte bei c einen (sekundären) Knoten, also zwei (sekundäre) Bäuche haben, d. h. in zwei Hälften schwingen; dies gibt

die Oktave des Grundtons, und diese klingt in der Tat als harmonischer Oberton des letzteren hörbar mit; ebenso entsteht ein noch höherer Oberton durch Schwingen in 3 gleichen Teilen, mit 2 Knotenpunkten *a* und *b*, was die Quinte der Oktave ergibt, u. s. f. Bei Körpern, welche wie eine Metallzunge (Fig. 9), eine gedackte Lippenpfeife, an einem Ende einen Knoten haben, kann ein sekundärer Knoten nicht in der Mitte, sondern nur um $^2/_3$ der Länge vom Hauptknoten entfernt liegen, bei *f*; zwei sekundäre Knoten *d* und *e* in der Entfernung von $^2/_5$ und $^4/_5$ der Länge, u. s. f., so daß hier nur solche Obertöne entstehen können, deren Schwingungszahl das 3-, 5-fache, d. h. ein ungrades Vielfaches, derjenigen des Grundtones ist.

Diese Teilschwingungen erfolgen natürlich alle gleichzeitig, so daß der Körper sehr mannigfache Formphasen periodisch durchläuft; einzelne Formphasen erhält man, wenn man die Ordinaten der Einzelphasen, z. B. in Fig. 8, algebraisch summiert; die gezeichneten extremen Lagen ergeben als resultierende Grenzlage (vorausgesetzt, daß die Lagen 1, 2, 3 für den gleichen Moment gelten) die Form *ACB* (Fig. 10).

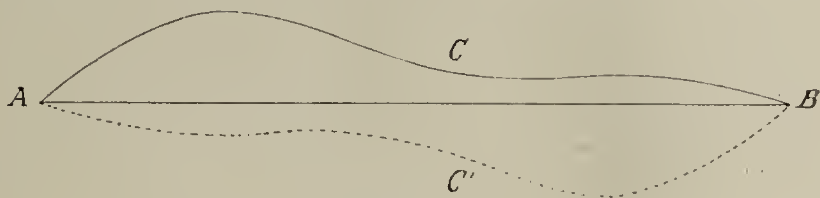


Fig. 10.

Die Formen, welche ein schwingender Körper periodisch durchläuft, lassen sich am besten stroboskopisch beobachten, indem man den Körper (mittels einer rotierenden Scheibe mit Ausschnitten) in Intervallen beobachtet, welche der Schwingungsdauer gleich sind, so daß man jedesmal dieselbe Phase sieht; sind die Intervalle ein wenig größer als die Periode, so sieht man die Phase sich allmählich ändern und gewinnt den Eindruck, als ob die Schwingung ungemein verlangsamt erfolgte.

62. Befindet sich eine Saite oder eine an einem Ende befestigte Holz- oder Metallplatte (Zunge) so in einer Oeffnung, daß ein hindurchgehender Luftstrom sich an ihr reibt, so entstehen Schwingungen, indem der Luftstrom wie ein Fiedelbogen wirkt. Dasselbe ist der Fall, wenn die Lamelle ein über die Oeffnung gespannter Gummistreifen, oder wenn die Oeffnung ein Spalt zwischen zwei Gummiblättern ist (membranöse Zunge). Die entstehenden Töne hängen nach denselben Gesetzen von den Dimensionen etc. ab wie bei Stimmgabeln, resp. Saiten. Bei membranösen Zungen wird aber die Spannung auch von der Stärke des Anblasens beeinflußt, mit welcher daher der Ton in die Höhe geht.

Ist die Zunge am Anfang eines offenen Rohres angebracht (Zungenpfeife), so wird ihr Ton durch dasselbe vertieft, z. B. bei der Klarinette, und zwar nach folgendem Gesetz: l sei diejenige Länge des Rohres, bei welcher dessen Eigenton gleich dem Zungenton ist, d. h. die Schwingungszahl n hat; das Rohr vertieft dann, wenn seine Länge von 0 bis l wächst, den Ton immer mehr, bis $^1/_2 n$; bei der Länge l springt er wieder auf n hinauf. Weitere Verlängerung vertieft ihn abermals, aber nur bis $^3/_4 n$, welche Tiefe bei der Länge $2l$ erreicht wird, worauf der Ton wieder auf n hinaufspringt; weitere Verlängerung bis $3l$ vertieft bis $^5/_6 n$, abermals unter Hinaufspringen auf n; u. s. f.

63. Schwingungen der Punkte in der Richtung der Fortpflanzung heißen

longitudinale, solche senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung transversale Schwingungen. In der Luft erfolgen die Schwingungen stets longitudinal, sie sind mit Verdichtungen und Verdünnungen der Luft verbunden, weil zwei um eine halbe Wellenlänge von einander abstehende Teilchen stets entgegengesetzte Richtung haben, also sich einander nähern oder von einander entfernen. Die von einem Punkte ausgehende, nach allen Richtungen sich fortpflanzende Schwingung erzeugt also ein System von Kugelschalen, in welchen alternierend Verdichtung und Verdünnung herrscht; der Verdichtungs- resp. Verdünnungsgrad in einem gegebenen Moment entspricht der Schwingungsphase und ist in zwei um eine Wellenlänge von einander abstehenden Schalen gleich, während in jeder Kugelfläche Verdichtung und Verdünnung periodisch wechselt. Ueber die Abnahme der Schallintensität s. **55.**

64. In festen Körpern mit einer vorherrschenden Dimension (Saiten, Stäbe) erzeugen Verbiegungen transversale Schwingungen; auch bei bloßer Erschütterung durch Schlag etc. überwiegt die transversale Wirkung bei weitem, und die bisher betrachteten Töne sind lediglich diejenigen durch Transversalschwingung. Wenn starre Stäbe in der Längsrichtung gestrichen werden, lassen sich auch Longitudinalschwingungen hervorbringen, welche wiederum in Verdichtungen und Verdünnungen der Substanz bestehen müssen. Da jedoch der elastische Widerstand gegen Kohäsionsänderungen unvergleichlich größer ist als gegen Verbiegungen, so ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit c der Longitudinalschwingungen, welche (**55**) der Quadratwurzel der Elastizitätsgröße proportional ist, hier ungemein groß, folglich (**60**) die so entstehenden Töne sehr hoch. Im Uebrigen gelten für die Lage der Knoten und Bäuche, für die Obertöne etc. die oben angeführten Gesetze.

65. Jedes musikalische Instrument gibt nach dem Gesagten einen Grundton, welchem eine Reihe harmonischer Obertöne beigemischt ist. Eine solche Mischung harmonischer Töne heißt ein Klang. In welchem Grade die einzelnen möglichen Obertöne in dem Klange vertreten sind, hängt von der speziellen Beschaffenheit des schwingenden Körpers und von der Art der Beanspruchung ab, bei einer Saite z. B. davon, ob sie angeschlagen, gezupft oder gestrichen wird, und in welcher Weise.

Ein Klang kann in seine harmonischen Bestandteile, welche man auch Teiltöne oder Partialtöne nennt, durch verschiedene Mittel zerlegt werden (Klanganalyse). Ueber Zerlegung durch das Ohr s. Kap. VII. Eine sehr brauchbare Zerlegung erfolgt durch die Resonatoren.

Ein Resonator heißt jeder leicht in Schwingungen zu versetzende Körper. Am geeignetsten sind Hohlkugeln mit zwei einander gegenüber liegenden Oeffnungen, z. B. *R*, Fig. 11), deren eine mittels eines Fortsatzes in den Gehörgang gesteckt werden kann. Die Luft in solchen Kugeln kann durch Anblasen nach Art der Labialpfeifen in Schwingungen versetzt werden, und gibt dann einen von den Dimensionen abhängigen Ton, den Eigenton des Resonators.

Ein schwingungsfähiger Körper wird durch ihn treffende Luftschwingungen zur Mitschwingung (Resonanz) gebracht, am stärksten durch seinen Eigenton, weil die Anstöße hier stets auf die gleiche Phase der hervorgerufenen Eigenschwingung treffen, also letztere beständig verstärken, grade wie eine schwere Turmglocke durch rhythmisches Ziehen am Strange, im Tempo der Pendelschwingung der Glocke, allmählich zum Tönen gebracht wird. Töne, welche vom Eigenton des Resonators verschieden sind, sprechen letzteren nur wenig an, um so weniger, je größer die Verschiedenheit ist.

Mit einer Reihe von Resonatoren, deren Eigenton den harmonischen Teiltönen des zu untersuchenden Klanges entsprechen, kann man also, wenn man sie sukzessiv ins Ohr steckt, feststellen, in welchem Verhältnis sie im Klange vertreten sind.

Einen solchen Resonator kann man, anstatt mit dem Ohre, mit einer eine kleine Flamme *F* speisenden Gasleitung *G G* (Fig. 11) so verbinden, daß ihr Hohlraum von der Gasleitung durch eine dünne Membran *m* getrennt ist. Wird der Resonator angesprochen, so oszilliert der Gasdruck und die Flamme wird im Tempo der Schwingung größer und kleiner, was man am besten durch einen rotierenden Spiegel beobachtet („manometrische Flammen"). Durch diese Beobachtungsweise kann die Klanganalyse objektiv gemacht werden.

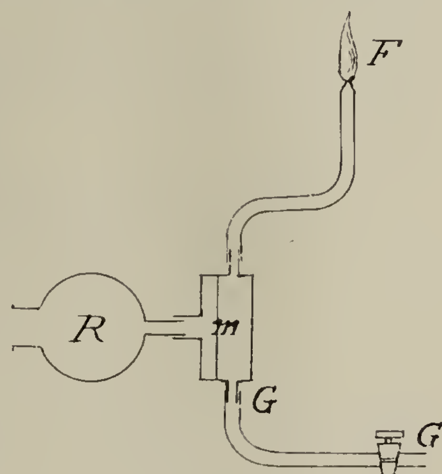


Fig. 11.

66. Ein vollkommneres Verfahren zur Klanganalyse besteht in der graphischen Aufnahme der Klangschwingung in Gestalt einer Kurve. Läßt man einen Punkt eines schwingenden Körpers auf einer berußten Fläche (eben oder zylindrisch) zeichnen, welche senkrecht zur Schwingungsrichtung mit gleichförmiger Geschwindigkeit sich vorbeibewegt, so entsteht eine Schwingungskurve. Würde der Körper einen einfachen Ton geben (was bei Stimmgabeln sehr annähernd der Fall ist), so entstehen einfache oder gedämpfte Sinuskurven wie in Fig. 7. Bei Klängen ist die Kurve ebenfalls periodisch, d. h. die einzelnen um eine ganze Schwingung von einander abstehenden Kurventeile sind, wenn sie nicht durch Dämpfung abnehmen, kongruent; aber sie haben nicht die Gestalt der Sinuskurve, sondern die mannigfachsten Abweichungen von derselben, z. B. Asymmetrie des An- und Abstiegs, aufgesetzte Zacken u. dergl. Solche Kurven kann man durch Konstruktion erhalten, wenn man auf dieselbe Abszissenaxe eine Anzahl einfacher Sinuskurven von verschiedenen Amplituden aufträgt, deren Perioden sich wie $1 : {}^1/_2 : {}^1/_3 : {}^1/_4$ etc. verhalten, und die algebraische Summe der auf einen Punkt fallenden Ordinaten zur Ordinate einer resultierenden Kurve macht. Bemerkenswert ist hierbei, daß dieselben Komponenten eine ganz verschiedene resultierende Kurve liefern, wenn man die Komponenten, oder nur eine derselben, längs der Axe verschiebt: d. h. die Gestalt der resultierenden Kurve hängt nicht bloß von Amplitude und Zahl der

zu Grunde gelegten harmonischen Einzelschwingungen, sondern auch von deren Phasenverhältnis ab.

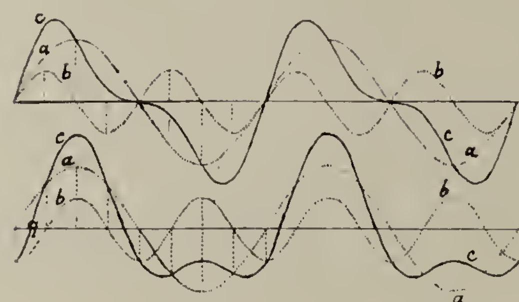


Fig. 12.

So ist z. B. in Fig. 12 die stark gezeichnete Kurve c die resultierende der beiden Sinuskurven a und b, welche zu einander im Oktavenverhältnis stehen, und zwar oben bei Phasendifferenz 0, unten bei Phasendifferenz q (q ist hier $^1/_4$ der Periode höheren Tones).

Außer von dem tönenden Körper selbst kann man Klangkurven auch von dem durch die Luft übertragenen Klange erhalten. Hierzu muß der Luft eine dünne Lamelle dargeboten werden (gespannte Membran, Glimmer- oder Glasplatte), welche die an sie abgegebene Schwingung (67), am besten mit ihrem Mittelpunkte, graphisch verzeichnet. Solche Vorrichtungen heißen Phonautographen.

Bei all diesen Aufzeichnungen liegt die Gefahr vor, daß die Trägheit der in Bewegung gesetzten Massen (zeichnende Hebel, Phonautographenmembran etc.) die zu zeichnende Kurve verunstaltet. Nach 54 wird diese Gefahr durch möglichst geringe Massen und große Widerstände vermindert. Mit großem Vorteil kann man die schreibenden Hebel durch gewichtlose Lichtstrahlen ersetzen, welche von einem Spiegelchen reflektiert werden, das durch den schwingenden Körper, resp. die Phonautographenmembran, in Winkelbewegung versetzt wird; der Lichtstrahl schreibt photographisch (Phono-Photographie). Zweckmäßig große Widerstände werden dadurch eingeführt, daß die Phonautographenplatte ihre Bewegungen nicht aufzuzeichnen, sondern einzugraben hat, wie beim Phonographen und beim Grammophon.

Die Analyse einer Klangkurve kann auf rein mathematischem Wege geschehen. Jedes Stück einer beliebigen Kurve läßt sich nach Fourier durch eine Reihe harmonischer Sinuskurven darstellen, und bei einer periodischen Kurve gilt die für eine Periode entwickelte Reihe ohne weiteres für die ganze Kurve. Ist n die Schwingungszahl des Grundtones eines Klanges, also $2n$, $3n$ etc. diejenige der harmonischen Obertöne, so kann man den Klang unter allen Umständen durch folgende Gleichung darstellen (in welcher die Größe $2\pi n = m$ gesetzt ist):

$$y = A_0 + A_1 \sin (mt + q_1) + A_2 \sin (2mt + q_2) + A_3 \sin (3mt + q_3) + \ldots$$

Diese Gleichung sagt nichts anderes aus, als daß jede beliebige periodische Kurve sich in eine Summe einfacher Sinuskurven zerlegen läßt, deren Schwingungszahlen sich wie die ganzen Zahlen verhalten; jede dieser Komponenten hat aber eine bestimmte Amplitude (A_1, A_2 . .) und eine bestimmte Phasenstellung (q_1, q_2 . .). Die Reihe ist streng genommen unendlich. Hat man nun in einer Periode einer Klangkurve eine möglichst große Zahl von äquidistanten Ordinaten (z. B. 40) gemessen, so lassen sich aus deren Größen die 40 ersten Konstanten der Reihe, d. h. A_0, A_1, q_1, A_2, q_2 etc. bis A_{20} berechnen. Selten haben aber Glieder, welche über das 10te hinausliegen, noch eine erhebliche Amplitude. Diese Berechnung kann durch mechanische Hilfsmittel sehr erleichtert werden.

Nach demselben Prinzip lassen sich auch aus der Momentanfigur einer schwingenden Saite, wie *ACB* Fig. 10, die harmonischen Komponenten (in diesem Falle die Kurven der Fig. 8) nebst ihren Phasen ableiten.

67. Treffen Schallschwingungen der Luft auf feste Körper, so werden sie größtenteils (nach bekannten Gesetzen) reflektiert: der in den festen Körper eindringende und in diesem als Schall weiter geleitete Energieanteil kann nämlich nur gering sein, weil die Longitudinalschwingung starrer Körper große Widerstände findet (63). Auf dieser Reflexion beruhen die Wirkung der Sprachröhren in Gebäuden, des Stethoskops, der Sprech- und Hörtrichter. Hat aber der feste Körper in der Richtung der auftreffenden Schallstrahlen nur geringe Ausdehnung, bildet also die in ihm zurückzulegende Strecke nur einen sehr kleinen Teil der Wellenlänge, so daß der Körper die Schwingung ohne Verdichtung oder Verdünnung aufnehmen kann, so wird er leicht in Schwingungen versetzt, welche in diesem Falle, weil sie senkrecht zur größten Dimension stattfinden, als Transversalschwingungen*) bezeichnet werden. Hierher gehört das Mitschwingen von Platten, Glocken, gespannten Membranen u. dgl. durch auftreffende Schallwellen.

X. Reflexion und Brechung des Lichtes.

68. Der als Licht auf unser Auge wirkende oszillatorische Vorgang kann als Transversalschwingung der Aetherteilchen aufgefaßt werden, welche sich in einem homogenen durchsichtigen Medium und im leeren Raum in kugligen Wellenflächen ausbreitet, deren Radien man Lichtstrahlen nennt. Fallen solche Strahlen auf eine Grenzfläche zwischen Medien verschiedener Durchlässigkeit, so werden sie zum Teil zurückgeworfen (Reflexion), zum Teil gehen sie mit veränderter Richtung weiter (Brechung). Es läßt sich auf einfachem Wege zeigen, daß sowohl der reflektierte wie der gebrochene Strahl in derselben Ebene wie der einfallende Strahl und das Einfallslot liegen müssen, und daß die Sinus der Winkel, welche die Strahlen mit dem Einfallslot bilden, den Lichtgeschwindigkeiten der Medien, in welchen die Strahlen laufen, proportional sind.

Bei der Reflexion sind also die Sinus des Einfalls- und des Reflexionswinkels, folglich diese Winkel, gleich. Bei der Brechung ist der Winkel im dichteren Medium der kleinere. Heißen die beiden Winkel φ_1 und φ_2, die Geschwindigkeiten ihrer Medien c_1 und c_2, so ist

$$\sin\varphi_1 : \sin\varphi_2 = c_1 : c_2.$$

Ist c die Geschwindigkeit im leeren Raum, so nennt man die Quotienten

$$\frac{c}{c_1} = n_1, \quad \frac{c_1}{c_2} = n_2$$

die Brechungsindices oder die optischen Dichten der betr. Medien; es ist also

*) Hier hat also der Ausdruck „Transversalschwingung“ eine ganze andere Bedeutung als in 63; in Beziehung auf die Fortpflanzungsrichtung sind auch diese Schwingungen longitudinal.

$$\sin \varphi_1 : \sin \varphi_2 = n_2 : n_1$$*).

Wird der Sinus des Brechungswinkels φ_2 imaginär, weil $\frac{n_1}{n_2} \sin \varphi_1 > 1$ ist, so kann keine Brechung stattfinden, alles Licht wird also reflektiert („totale Reflexion"). Dies kann nur eintreten, wenn das erste Medium das stärker brechende (optisch dichtere) und der Einfallswinkel groß ist (z. B. für Uebergang von Glas in Luft größer als arc sin $^2/_3$, d. h. größer als 41° 50′).

69. Selbstleuchtende Punkte oder Punkte beleuchteter Objekte senden ein „homozentrisches" Strahlenbündel aus, welches nach der Reflexion oder Brechung der einzelnen Strahlen unter gewissen Bedingungen wieder homozentrisch ist. Hier sind zwei Fälle möglich: 1) Die Strahlen sind nach der Reflexion oder Brechung konvergent, vereinigen sich also in einem Punkte, von welchem sie wieder divergierend weitergehen: der Vereinigungspunkt unterscheidet sich dann in Nichts von einem leuchtenden Punkte und heißt reeller Bildpunkt. Ein solcher Punkt wird nicht allein gesehen, sondern das Licht wirkt auch an seinem Orte erwärmend und photochemisch. 2) Die Strahlen sind nach der Reflexion oder Brechung divergent; um ihren geometrischen Vereinigungspunkt zu finden, muß man sie rückwärts verlängern. Die Strahlen scheinen also dem Auge von diesem Punkte auszugehen, an welchem kein reelles Licht ist; ein solcher Punkt heißt virtueller Bildpunkt.

Ein einfaches Beispiel virtueller Abbildung liefert ein ebener Spiegel *SS* (Fig. 13). Die von dem leuchtenden Punkte *L* ausgehenden Strahlen *La*, *Lb* etc. werden sämtlich so reflektiert (*aL*, *bd*, *ce*), als ob sie von dem Punkte *L′* ausgingen, welcher also das virtuelle Bild des Punktes *L* ist.

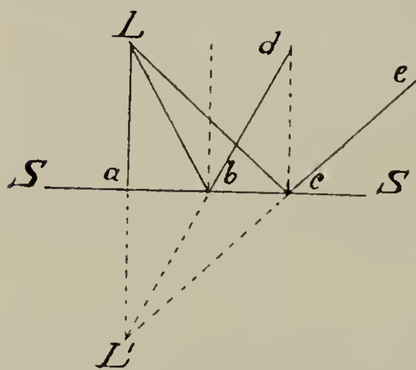


Fig. 13.

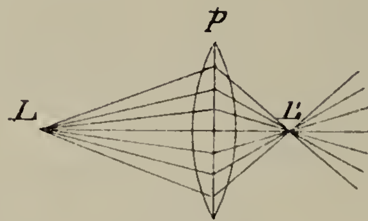


Fig 14.

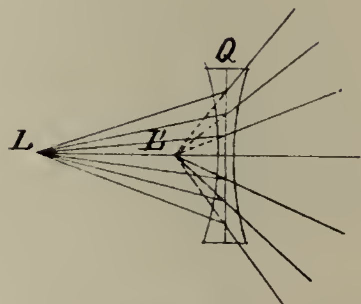


Fig. 15.

70. Die Linse *P* (Fig. 14) vereinigt die von *L* ausgehenden Strahlen innerhalb gewisser Grenzen (s. unten) im reellen Bildpunkt *L′*. Die Linse *Q* (Fig. 15) macht die von *L* ausgehenden Strahlen divergenter; sie vereinigen sich aber rückwärts verlängert im Punkte *L′*, welcher dem Auge als Ausgangspunkt erscheint, also virtueller Bildpunkt von *L* ist.

Ist *L′* in Fig. 14 leuchtender Punkt, so vereinigt die Linse *P* die Strahlen

*) Für Reflexion ist $\varphi_2 = -\varphi_1$, also ist hier das Brechungsgesetz ebenfalls verwendbar, wenn man $\frac{n_2}{n_1} = -1$ setzt.

in L. Reelle Licht- und Bildpunkte sind also vertauschbar und werden daher zweckmäßiger als konjugierte Vereinigungspunkte bezeichnet.

71. Fallen konvergente Strahlen von rechts so auf die Linse Q (Fig. 15), daß sie auf den Punkt L' gerichtet sind, so kann L' als virtueller Lichtpunkt bezeichnet werden. Durch die Brechung vereinigen sich diese Strahlen statt in L' in L. Auch hier können also die Punkte L und L' als konjugierte Punkte bezeichnet werden; d. h. auch bei virtueller Abbildung sind Licht- und Bildpunkte vertauschbar, aber nur so, daß ein virtueller Vereinigungspunkt sowohl als Licht- wie als Bildpunkt in virtuellem Sinne zu nehmen ist.

72. Ein Strahlenbündel, welches von einem unendlich entfernten Punkte kommt, also aus parallelen Strahlen besteht, hat ebenfalls nach Reflexion oder Brechung einen (reellen oder virtuellen) Vereinigungspunkt, welchen man Brennpunkt nennt. Der Brennpunkt ist also konjugiert zu einem unendlich entfernten Punkte, d. h. er liefert, wenn er selbst Licht aussendet, ein der Axe paralleles Bündel. Jeder reflektierende oder brechende Apparat hat zwei Brennpunkte, einen für parallele Strahlen, welche von der einen Richtung her kommen, und einen für solche von der anderen Richtung. Die beiden Brennpunkte sind nicht etwa zu einander konjugiert. In Fig. 16 ist F' der Brennpunkt der ausgezogenen, F derjenige der punktierten Strahlen. In Fig. 17 ist F' der virtuelle Brennpunkt der von links kommenden Strahlen.

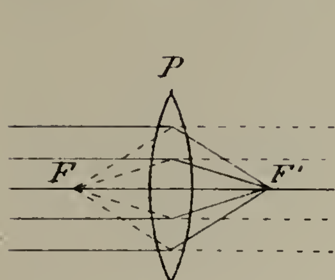


Fig. 16.

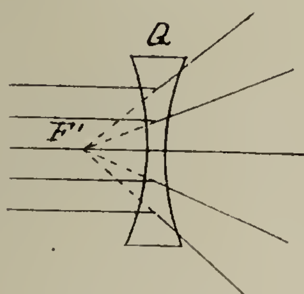


Fig. 17.

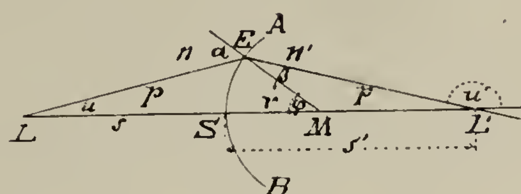


Fig. 18.
(In EL' ist p' statt p zu setzen.)

Brechung an einer sphärischen Fläche.

73. AB (Fig. 18) sei ein durch den Mittelpunkt M gelegter Schnitt eines Kugelabschnittes, die Fläche AB trenne zwei Medien von den Indices n und n', die Linie LML' heiße die Axe, und LE sei ein einfallender Strahl, welcher nach EL' gebrochen wird, so daß

$$n \sin \alpha = n' \sin \beta$$

ist. Die Länge SL werde mit s, die Länge SL' mit s' bezeichnet, ferner LE mit p, $L'E$ mit p'; der Krümmungsradius $MS = ME$ sei r. Dann ergibt sich aus den beiden Dreiecken MEL und MEL', wenn man berücksichtigt, daß $\sin(180^0 - \varphi) = \sin \varphi$,

$$p : s + r = \sin \varphi : \sin \alpha$$

$$p' : s' - r = \sin \varphi : \frac{n}{n'} \sin \alpha$$

woraus folgt

$$\frac{s + r}{s' - r} \cdot \frac{p'}{p} = \frac{n'}{n}.$$

Rückt der Einfallspunkt E immer näher an S, so wird p immer genauer $= s$ und $p' = s'$. Für Strahlen, welche sehr nahe der Axe einfallen, ist also sehr annähernd

$$\frac{s+r}{s'-r} \cdot \frac{s'}{s} = \frac{n'}{n}.$$

Um diese Gleichung für alle denkbaren Fälle giltig zu machen, betrachtet man LL' als eine Abszissenaxe und S als den Nullpunkt der Abszissen. Die Abszisse von L ist dann negativ zu nehmen, also $-s$ für s zu setzen. Würde die Fläche AB nach vorn konkav sein, so wäre auch r, weil sich der Radius nach links erstreckt, negativ zu nehmen. Unter diesem Vorbehalt gilt also die nunmehr entstehende Gleichung

$$\frac{n(s-r)}{s} = \frac{n'(s'-r)}{s'} \quad \text{oder} \quad \frac{n'}{s'} - \frac{n}{s} = \frac{n'-n}{r} \quad . \; . \quad (1)$$

für alle Fälle, und die daraus berechneten Abszissen sind nach ihrem Vorzeichen zu deuten.

74. Da Gleichung (1) keinen Winkel enthält, so müssen alle Strahlen, welche, von S ausgehend, unter sehr kleinen Winkeln mit der Axe auf die Fläche AB fallen, nach der Brechung durch L' gehen. Die Punkte L und L' sind also unter Voraussetzung eines unendlich dünnen Strahlenbündels zu einander konjugiert. Ihre Abszissen s und s' heißen konjugierte Vereinigungsweiten (vgl. **70**, **71**).

75. Wenn Gleichung (1) für s und s' entgegengesetzte Vorzeichen ergibt, so bedeutet dies, daß die beiden konjugierten Punkte auf verschiedenen Seiten der brechenden Fläche liegen; die Abbildung ist in diesem Falle reell (**69**). Ergibt dagegen Gl. (1) für s und s' gleiches Vorzeichen, d. h. liegen die beiden konjugierten Punkte auf derselben Seite der brechenden Fläche, so sind ein reeller und ein virtueller Punkt zu einander konjugiert; d. h. es ist entweder der Lichtpunkt reell und der Bildpunkt virtuell, oder der Lichtpunkt virtuell (**71**) und der Bildpunkt reell.

76. Um die beiden Brennpunkte (**72**) der Fläche zu finden, hat man nur in Gleichung (1) einmal s, einmal $s' = \infty$ zu setzen; die dann sich ergebenden Werte der anderen Vereinigungsweite, welche σ und σ' heißen mögen, sind die Abszissen der Brennpunkte oder die Brennweiten. Man erhält so

$$\sigma = -\frac{nr}{n'-n}, \quad \sigma' = \frac{n'r}{n'-n}, \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (2)$$

woraus weiter folgt

$$\frac{\sigma'}{\sigma} = -\frac{n'}{n} \quad \text{und} \quad \sigma + \sigma' = r. \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (3)$$

Die beiden Brennweiten haben also stets entgegengesetztes Vorzeichen (da n und n' von Natur positive unechte Brüche sind), und ihre (algebraische) Summe ist gleich dem Krümmungsradius, ihr Verhältnis gleich dem der Indices.

In Fig. 10 ist Σ' der Brennpunkt für von links kommendes Licht und Σ

derjenige für von rechts kommendes; oder: Von Σ' auffallende Strahlen werden parallel und gehen nach links etc. Nach (3) muß sein $\Sigma S = \Sigma' M$.

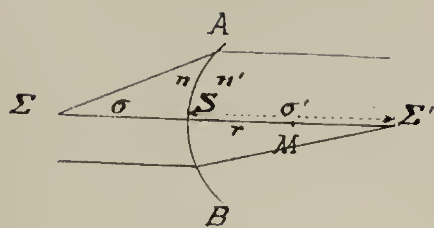


Fig. 19.

Für eine nach links konkave Fläche CD stellt Fig. 20 die beiden Brennpunkte dar unter der Voraussetzung, daß $n' > n$ bleibt. Nach (2) ist hier σ positiv und σ' negativ, die Brennpunkte sind daher virtuell. Auch hier ist $\Sigma S = \Sigma' M$.

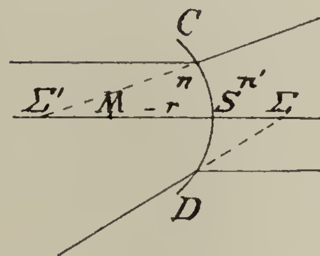


Fig. 20.

Aus den Gleichungen (1) und (2) kann man r, n und n' eliminieren und erhält die Gleichung

$$\frac{\sigma}{s} + \frac{\sigma'}{s'} = 1, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4)$$

welche die konjugierten Vereinigungsweiten mittels der Brennweiten allein zu berechnen gestattet.

77. Der Raum, in welchem die sich abbildenden Objekte sich befinden, heiße der Objektraum, derjenige, in welchem sich die Bilder befinden, der Bildraum. Obwohl diese beiden Räume sich meist teilweise überdecken, ist es zweckmäßig, für jeden derselben einen besonderen Nullpunkt einzuführen, und denselben in den Brennpunkt jedes Raumes zu verlegen. Ein Objektpunkt wird also durch seine Abszisse x und, falls er außerhalb der Axe liegt, durch seine Ordinate y, ebenso ein Bildpunkt durch zwei Koordinaten x', y' bestimmt. Die Vorzeichen seien wieder für die x und x' nach rechts positiv, für die y, y' nach oben positiv.

Ein ebener Gegenstand bildet sich, wie sich nachweisen läßt, unter der in **74** formulierten Einschränkung in einem ebenen, geometrisch ähnlichen Bilde ab, und auch hier sind Objekt und Bild optisch vertauschbar. Die Ebenen, in welchen beide liegen, heissen daher konjugierte Ebenen. Zwei zur Axe senkrechte konjugierte Ebenen schneiden die Axe in zwei konjugierten Punkten. In Fig. 21 sei AB die brechende Fläche, von deren Krümmung, wegen des beschränkten Bereiches welcher in Betracht kommt, in der Figur abgesehen ist. M sei wieder der Krümmungsmittelpunkt, Σ, Σ' die Brennpunkte und L, L' zwei konjugierte Punkte, $LN = y$ und $L'N' = -y'$ Objekt und Bild, welche in konjugierten Ebenen liegen. Soll N' das Bild von N sein, so muß die Linie NN' als ungebrochener Strahl durch M gehen: es ist also in den Dreiecken NLM und $N'L'M$

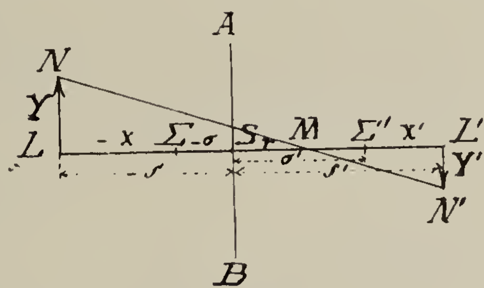


Fig. 21.

$$\frac{-y'}{y} = \frac{s'-r}{-s+r} \quad \text{oder} \quad \frac{y'}{y} = \frac{s'-r}{s-r}, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

oder unter Berücksichtigung von (1)

$$\frac{y'}{y} = \frac{n}{n'} \cdot \frac{s'}{s}. \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (6)$$

Der Bruch y'/y heißt die Vergrößerung, welche bei der Abbildung eintritt, in dem Sinne, daß die Vergrößerung 1 bedeutet, daß Bild und Objekt gleich groß sind; ist $y'/y < 1$, so findet verkleinerte Abbildung statt. Negatives Vorzeichen von y'/y bedeutet, daß die Abbildung eine verkehrte ist.

78. Aus (6) folgt, daß die Vergrößerung nur von s und s' abhängt, d. h. für jedes Paar konjugierter Ebenen einen bestimmten Wert hat. Von besonderer Bedeutung ist dasjenige Ebenenpaar, für welche die Vergrößerung $= +1$ ist; diese Ebenen heißen Hauptebenen und ihre Durchschnitte mit der Axe Hauptpunkte. Ferner folgt aus (6), daß y'/y positiv oder negativ ist, je nachdem s und s' gleiches oder entgegengesetzes Vorzeichen haben, also sind nach 75 bei reellen Objekten virtuelle Bilder aufrecht, reelle verkehrt.

Die große Bedeutung der Hauptebenen liegt darin, daß jeder Punkt der einen sich an kongruenter Stelle der anderen virtuell abbildet, woraus weiter folgt, daß jeder Strahl, welcher auf einen Punkt einer Hauptebene gerichtet ist, nach der Brechung durch den kongruenten Punkt der anderen gehen muß.

79. Aus Fig. 21 ersieht man ferner, daß $s = \sigma + x$ und $s' = \sigma' + x'$. Führt man dies in (4) ein, so erhält man

$$\frac{\sigma}{\sigma + x} + \frac{\sigma'}{\sigma' + x'} = 1 \qquad \text{oder} \qquad xx' = \sigma\sigma'. \quad . \quad . \quad . \quad (7)$$

Dieses ist der einfachste Ausdruck, um mittels der Brennweiten zu einer Objektlage die Bildlage zu finden. Führt man die obigen Werte von s und s' in (5) ein, so erhält man unter Berücksichtung von (3)

$$\frac{y'}{y} = \frac{x' - \sigma}{x - \sigma'},$$

und mit Benutzung von (7)

$$\frac{y'}{y} = -\frac{\sigma}{x} = -\frac{x'}{\sigma'} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (8)$$

80. Aus letzteren Gleichungen läßt sich sofort die Lage der Hauptebenen (78) finden. Es wird nämlich $y' = y$, wenn $x = -\sigma$ und $x' = -\sigma'$. Unter Berücksichtigung der Vorzeichen und der Definition von x und x' bedeutet dies, daß beide Hauptebenen um die Brennweite von den Brennpunkten nach innen liegen; d. h. mit der brechenden Fläche zusammenfallen*).

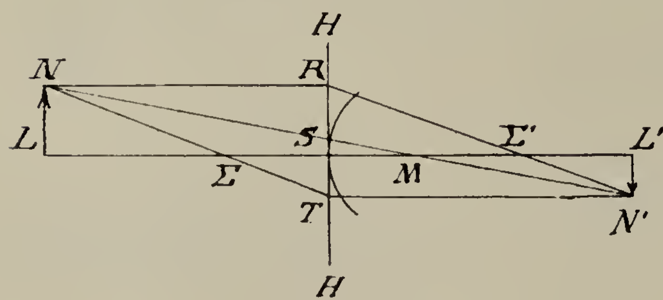


Fig. 22.

81. Mittels der Hauptebene HH (Fig. 22) und der Brennpunkte Σ, Σ'

*) Ebenso leicht lassen sich auch andere ausgezeichnete Ebenenpaare aus (8) finden; z. B. wird $y'/y = -1$, wenn $x = \sigma$ und $x' = \sigma'$; d. h. ein Gegenstand, der um die Brennweite nach außen vom Brennpunkt entfernt, also in doppelter Brennweite liegt, bildet sich gleich groß, reell und verkehrt ebenfalls in doppelter Brennweite ab. Die betreffenden Ebenen heißen negative Hauptebenen.

läßt sich leicht das Bild eines Objektes LN durch Konstruktion finden. Um den Ort der Abbildung des Punktes N zu finden, genügt die Verfolgung zweier Strahlen, da durch den Punkt, welcher den beiden zugehörigen Strahlen gemeinsam ist, nach 74 auch alle übrigen gehen müssen. Der Strahl NR muß nach der Brechung durch Σ' gehen, außerdem aber nach 78 auch durch R, der gebrochene Strahl ist also RN'. Ebenso muß der durch Σ gehende Strahl NT nach der Brechung der Axe parallel sein und zugleich durch T gehen, liegt also in TN'. Der Schnittpunkt N' ist also konjugiert zu N, und $L'N'$ das Bild von LN. Der Strahl NM, welcher auf den Krümmungsmittelpunkt M zugeht, bleibt als Einfallslot ungebrochen, muß also ebenfalls durch N' gehen*). Zwei beliebige von den drei Strahlen NR, NM und NT genügen zur Konstruktion.

82. Sowohl aus den bisherigen Gleichungen wie durch Konstruktion läßt sich für die Abbildung reeller Objekte durch sphärische Flächen folgendes leicht ableiten.

1) Bei gegen das Objekt konvexen Flächen, wenn $n' > n$, und bei gegen das Objekt konkaven Flächen, wenn $n' < n$, ist

das Bild	wenn das Objekt sich befindet
reell, verkehrt und verkleinert	außerhalb der doppelten Brennweite.
reell, verkehrt und vergrößert	zwischen doppelter und einfacher Brennweite.
virtuell, aufrecht und vergrößert	innerhalb der einfachen Brennweite.

2) Bei konvexen Flächen und $n' < n$, sowie bei konkaven Flächen und $n' > n$, ist das Bild immer virtuell, aufrecht und verkleinert.

Abbildung durch Spiegel.

83. Nach S. 40, Anm. gelten alle bisherigen Gleichungen auch für Abbildung durch sphärische Spiegel, wenn $n'/n = -1$ gesetzt wird. Aus (1) folgt also für solche

$$\frac{1}{s} + \frac{1}{s'} = \frac{2}{r}, \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (9)$$

worin r positiv ist für Spiegel, welche nach der beleuchteten Seite konkav sind, d. h. für Konkavspiegel, negativ für Konvexspiegel. Aus (2) oder (3) folgt, daß nur ein Brennpunkt vorhanden ist in der Entfernung

$$\sigma\,(=\sigma') = \frac{r}{2}, \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (10)$$

mit der bisherigen Vorzeichenbestimmung; für Konvexspiegel liegt also der Brennpunkt hinter dem Spiegel und ist virtuell. Endlich folgt aus (6) für die Vergrößerung

$$\frac{y'}{y} = -\frac{s'}{s} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (11)$$

---

*) Daß dies in der Tat zutrifft, läßt sich aus der Figur beweisen, wenn man berücksichtigt, daß nach 76 $\Sigma S = \Sigma' M$.

und mit Zuhilfenahme von (9)

$$\frac{y'}{y} = -\frac{\sigma}{s-\sigma} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (12)$$

Werden auch hier die konjugierten Weiten, statt durch s und s', durch x und x' vom Brennpunkte aus gemessen, so folgt aus (7)

$$xx' = \sigma^2 = \frac{r^2}{4} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (13)$$

und aus (8)

$$\frac{y'}{y} = -\frac{\sigma}{x} = -\frac{x'}{\sigma}\left(= -\frac{r}{2x} = -\frac{2x'}{r}\right) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (14)$$

Hieraus folgt, daß beide Hauptebenen wieder mit dem Spiegelscheitel zusammenfallen.*)

84. Aus 83 folgt für die Abbildung:

Bei Konkavspiegeln (σ positiv) ist für ein reelles Objekt

das Bild	wenn der Gegenstand sich befindet
reell, verkehrt und verkleinert	außerhalb der doppelten Brennweite.
reell, verkehrt und vergrößert	zwischen doppelter und einfacher Brennweite.
virtuell, aufrecht und vergrößert	innerhalb der einfachen Brennweite.

Bei Konvexspiegeln (σ negativ) ist dagegen das Bild reeller Objekte immer virtuell, aufrecht und verkleinert, da x stets $> \sigma$ (für $x = \sigma$ fällt der Gegenstand in den Scheitel), also nach (14) y'/y stets positiv und < 1.

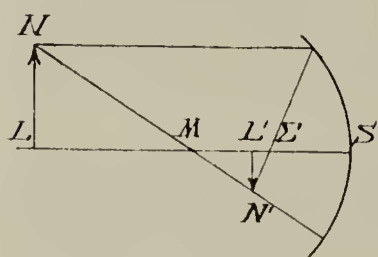


Fig. 23.

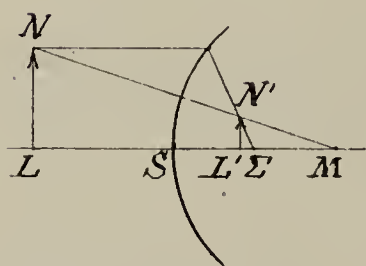


Fig. 24.

Während bei brechenden Flächen reelle Bilder stets auf entgegengesetzter, virtuelle auf gleicher Seite der Fläche liegen, ist es bei Spiegeln umgekehrt.

Für ebene Spiegel ($r = \infty$) ist nach (9) $s' = -s$, d. h. das Bild reeller Punkte ist virtuell und liegt hinter dem Spiegel in gleicher Entfernung (vergl. **69**).

85. Alle diese Folgerungen lassen sich auch leicht durch bloße Konstruktion finden, wenn man als Konstruktionsstrahlen 1) den senkrecht einfallenden, durch den Mittelpunkt M gehenden Strahl, 2) den parallel der Axe einfallenden, nach der Brechung durch den Brennpunkt gehenden Strahl nimmt. In den Fig. 23, 24 ist auf diese Weise zu dem Gegenstande LN das Bild $L'N'$ bestimmt; eine Erläuterung erscheint unnötig.

Abbildung durch ein System von zwei sphärischen Flächen.

86. In Fig. 25 seien I und II die Hauptebenen zweier beliebigen sphärischen Flächen, welche drei Medien von den Brechungsindices n, n', n'' trennen. Alles was sich auf Fläche I bezieht, ist mit dem Index 1 bezeichnet (d. h.

*) Die negativen Hauptebenen liegen auch hier in doppelter Brennweite, d. h. hier am Orte des Krümmungsmittelpunktes.

σ_1, σ_1' sind deren Brennweiten etc.), ebenso ist für die Fläche *II* der Index 2 verwendet. Der Abstand zwischen den dem Zwischenmedium zugehörigen Brennpunkten Σ_1' und Σ_2 heißt das optische Intervall beider Flächen und wird mit Δ bezeichnet. Es ist positiv, wenn die Brennweiten σ_1' und σ_2 sich nicht überdecken, so auch in der Figur. Meist (bei größerer Nähe der Flächen *I* und *II*) findet teilweise Ueberdeckung statt, Δ ist dann negativ.

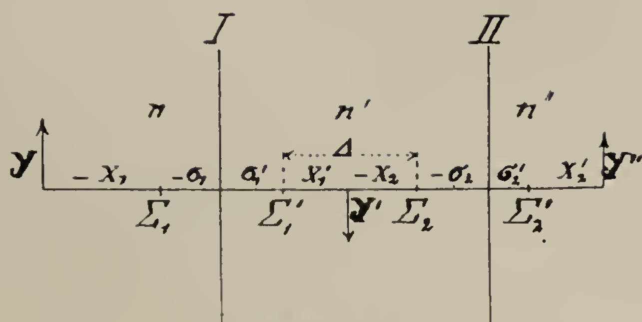


Fig. 25.

Ferner sei y ein reelles Objekt, dessen Ort in der Bezeichnungsweise von 77 $= -x_1$ ist: dasselbe werde durch Fläche *I* in y' am Orte $+x_1'$ abgebildet. Das Bild $-y'$ ist nun Objekt für die Fläche *II*, für deren Brennpunkt Σ_2 es am Orte $-x_2$ liegt; die Abbildung durch *II* liefere das definitive Bild y'', welches am Orte $+x_2'$ liegt. Die Figur ergibt sofort, daß $\Delta = x_1' - x_2$ ist. Da nun nach (7)

$$x_1 x_1' = \sigma_1 \sigma_2' \qquad \text{und} \qquad x_2 x_2' = \sigma_2 \sigma_2', \quad \ldots \quad (15)$$

so ist

$$\Delta = \frac{\sigma_1 \sigma_1'}{x_1} - \frac{\sigma_2 \sigma_2'}{x_2'} \quad \ldots \quad (16)$$

Ferner ist nach (8)

$$\frac{y'}{y} = -\frac{\sigma_1}{x_1} = -\frac{x_1'}{\sigma_1'} \qquad \text{und} \qquad \frac{y''}{y} = -\frac{\sigma_2}{x_2} = -\frac{x_2'}{\sigma_2'}.$$

Diese beiden Gleichungen ergeben, mit einander multipliziert, die durch das System bewirkte Vergrößerung y''/y, nämlich

$$\frac{y''}{y} = \frac{\sigma_1 \sigma_2}{x_1 x_2} = \frac{x_1' x_2'}{\sigma_1' \sigma_2'} \quad \ldots \quad (17)$$

87. In den Gleichungen (16) und (17) bezeichnen offenbar x_1 und x_2' die Orte konjugierter Punkte, bemessen nach den äußeren Brennpunkten Σ_1, resp. Σ_2'. Sie gestatten daher leicht, zu ermitteln: 1) die zu unendlich entfernten Punkten konjugierten Punkte, d. h. die Hauptbrennpunkte, 2) die Orte der Hauptebenen (Hauptpunkte), für welche $y''/y = 1$ sein muß. Die betr. Werte von x_1, x_2' wollen wir mit dem Index f, resp. h versehen.

Aus (16) ergibt sich, wenn wir einmal x_1, einmal $x'_2 = \infty$ setzen, als Orte der Hauptbrennpunkte

$$(x_1)_f = \frac{\sigma_1 \sigma_1'}{\Delta} \qquad \text{und} \qquad (x_2')_f = -\frac{\sigma_2 \sigma_2'}{\Delta} \quad \ldots \quad (18)$$

Aus (17) ergibt sich als Bedingung für die Hauptpunkte

$$(x_1)_h x_2 = \sigma_1 \sigma_2 \qquad \text{und} \qquad x_1'(x_2')_h = \sigma_1' \sigma_2' \quad \ldots \quad (19)$$

Aus diesen beiden Gleichungen, sowie der Beziehung $\Delta = x_1' - x_2$ und den Gleichungen (15), erhält man unter Herausschaffung der Größen x_1' und x_2:

$$\Delta = \frac{\sigma_1 \sigma_1'}{(x_1)_h} - \frac{\sigma_1 \sigma_2}{(x_1)_h} \qquad \text{und} \qquad \Delta = \frac{\sigma_1' \sigma_2'}{(x_2')_h} - \frac{\sigma_2 \sigma_2'}{(x_2')_h}.$$

also

$$(x_1)_h = \frac{\sigma_1 \sigma_1' - \sigma_1 \sigma_2}{\Delta} \quad \text{und} \quad (x'_2)_h = \frac{\sigma_1' \sigma_2' - \sigma_2 \sigma'_2}{\Delta} \quad . \quad . \quad (20)$$

88. Als Hauptbrennweiten F und F' des Systems bezeichnet man die Abstände der Hauptbrennpunkte von den zugehörigen Hauptpunkten, d. h. $F = (x_1)_h - (x_1)_f$ und $F' = (x_2')_h - (x_2')_f$, also ergibt sich aus (20) und (18):

$$F = -\frac{\sigma_1 \sigma_2}{\Delta} \quad \text{und} \quad F' = \frac{\sigma_1' \sigma_2'}{\Delta} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (21)$$

Hieraus folgt

$$\frac{F'}{F} = -\frac{\sigma_1' \sigma_2'}{\sigma_1 \sigma_2}$$

und da nach (3)

$$\frac{\sigma_1'}{\sigma_1} = -\frac{n'}{n} \quad \text{und} \quad \frac{\sigma_2'}{\sigma_2} = -\frac{n''}{n'}, \quad \text{also} \quad \frac{\sigma_1' \sigma_2'}{\sigma_1 \sigma_2} = \frac{n''}{n'},$$

so ist

$$\frac{F'}{F} = -\frac{n''}{n}, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (22)$$

d. h. beide Hauptbrennweiten haben auch hier (vergl. **76**) stets entgegengesetztes Vorzeichen, und verhalten sich wie der erste und der letzte Brechungsindex; der mittlere (n') hat auf das Verhältnis keinen Einfluß. Ist das erste und das letzte Medium dasselbe, so sind beide Hauptbrennweiten gleich lang.

Abbildung durch zentrierte Systeme und Konstruktion der Bilder. Knotenpunkte.

89. Für mehr als zwei brechende Flächen bleibt die Abbildung unter der in **74** angegeben Einschränkung homozentrisch, wenn das System zentriert ist, d. h. alle Krümmungsmittelpunkte in einer graden Linie (Axe) liegen. Hat man die Hauptbrennpunkte für zwei der Flächen ermittelt, so kann man für die dritte hinzukommende, oder für ein hinzukommendes System von zwei Flächen, wiederum das optische Intervall (**86**) bestimmen, und so wie bisher verfahren. Stets wird man, wieviele Flächen auch vorhanden sein mögen, schließlich für das ganze System zwei Hauptpunkte und zwei Hauptbrennpunkte finden, die sog. Kardinalpunkte. Dieselben genügen stets, um zu einem Gegenstande das Bild zu finden. Die beiden Hauptbrennpunkte verhalten sich immer wie der erste und der letzte Index des ganzen Systems.

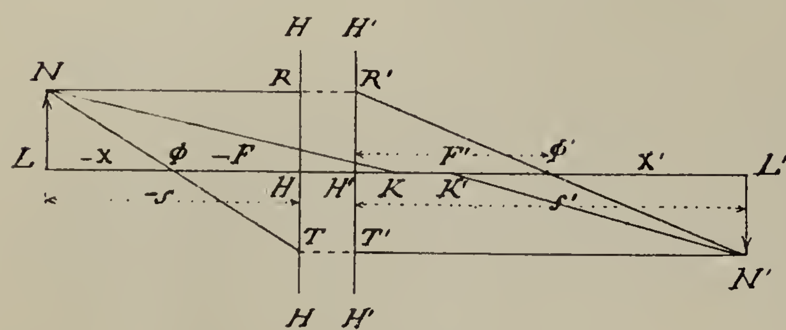


Fig. 26.

90. Um zu einem Gegenstande LN (Fig. 26) das Bild durch Konstruktion zu finden, dient dasselbe Verfahren wie in **81**; nur fallen hier beide Hauptebenen HH und $H'H'$ nicht zusammen. Der Strahl NR muß nach den Brechungen durch R' und Φ' (den zweiten

Hauptbrennpunkt) gehen; der durch den ersten Hauptbrennpunkt Φ gehende Strahl NT muß nach den Brechungen der Axe parallel sein und außerdem durch T' gehen; der Schnittpunkt N' ist also konjugiert zu N, und $L'N'$ das Bild von LN. Aus den ähnlichen Dreiecken der Figur läßt sich leicht ableiten, daß, wenn man die konjugierten Weiten von den Hauptpunkten mißt (S, S') oder von den Brennpunkten (X, X'), die Gleichungen (4) und (7) auch hier gelten, also

$$\frac{F}{S} + \frac{F'}{S'} = 1 \quad \text{und} \quad XX' = FF'. \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (23)$$

91. Außer den Brenn- und Hauptpunkten gibt es noch zwei andere Kardinalpunkte, die Knotenpunkte, deren Betrachtung bis hierher nicht absolut nötig war. Es sei u der Winkel, welchen ein einfallender Strahl vor der (ersten) Brechung mit der Axe bildet; dann läßt sich der Winkel u', welchen der schließlich gebrochene Strahl mit der Axe bildet, stets durch Rechnung oder Konstruktion finden (diese Winkel zählen positiv zwischen der positiven Axenrichtung und der Lichtrichtung). Als Knotenpunkte bezeichnet man nun diejenigen beiden Axenpunkte, welche die besondere Eigenschaft haben, daß die durch den einen gehenden einfallenden Strahlen nach der Brechung unter gleichem Axenwinkel durch den anderen gehen, so daß $u' = u$. Die durch die Knotenpunkte gehenden konjugierten Strahlen ändern also bei der Brechung ihre Richtung nicht, sondern werden nur parallel verschoben; solche Strahlen heißen Hauptstrahlen. Die Rechnung ergibt, daß der 1. Knotenpunkt vom 1. Hauptpunkt um die Länge $F_1 + F_2$ absteht, ebenso der 2. Knotenpunkt vom 2. Hauptpunkt. $F_1 + F_2$ ist aber wegen des verschiedenen Vorzeichens die Differenz der absoluten Längen. In Fig. 26 ist also K und K' die Lage der Knotenpunkte, und $KK' = HH'$. Für nur Eine brechende Fläche ist, da nur Ein Hauptpunkt (im Scheitel) existiert, nur Ein Knotenpunkt vorhanden; dieser fällt nach (4) in den Krümmungsmittelpunkt der Fläche. Daß Strahlen, welche auf diesen gerichtet einfallen, ungebrochen durchgehen, ist selbstverständlich.

In der Konstruktion der Fig. 26 kann man einen der beiden Konstruktionsstrahlen NR oder NT durch den Hauptstrahl NK ersetzen, welcher nach der Brechung in $K'N'$ verläuft; daß auch dieser Strahl durch N' hindurchgeht, läßt sich leicht geometrisch beweisen, da $\Phi H = H'K'$ sein muß.

Systeme, deren zweite Hauptbrennweite positiv ist, welche also parallel auffallende Strahlen konvergent machen, heißen kollektiv, solche mit negativer zweiter Brennweite dagegen dispansiv, weil sie parallele Strahlen divergent machen (zerstreuen).

Abbildung durch Linsen.

92. Eine Glaslinse in Luft stellt ein zweiflächiges System dar, dessen erster und letzter Index = 1 ist; die beiden Hauptbrennweiten sind also nach 88 gleich lang, und die Knotenpunkte fallen mit den Hauptpunkten zusammen. n sei der Index der Glassorte, r_1 und r_2 die Radien der Flächen, mit der all-

gemeinen Vorzeichenregel (73), so daß also z. B. bei einer bikonvexen Linse r_1 positiv, r_2 negativ zu nehmen wäre; d sei die Dicke der Linse, d. h. die Axenlänge zwischen beiden Flächen.

Nach Gleichung (2) ergibt sich für die Brennweiten der einzelnen Flächen

$$\sigma_1 = -\frac{r_1}{n-1}, \quad \sigma'_1 = \frac{n r_1}{n-1}, \quad \sigma_2 = -\frac{n r_2}{1-n}, \quad \sigma'_2 = -\frac{r_2}{1-n}.$$

Es ist ferner (s. Fig. 25) $d = \Delta + \sigma_1' - \sigma_2$, also

$$\Delta = d - \frac{n}{n-1}(r_1 - r_2),$$

welcher Wert meist negativ ist. Für die zweite Hauptbrennweite ergibt sich also aus (21)

$$F' = \frac{n r_1 r_2}{(n-1)\,[(n-1)\,d - n\,(r_1 - r_2)]} \text{ oder } \frac{1}{F'} = (n-1)\left[\frac{1}{r_1} - \frac{1}{r_2} + \frac{(n-1)\,d}{n r_1 r_2}\right]. \quad (24)$$

Ist die Linse sehr dünn, so kann das d enthaltende Glied vernachlässigt werden, und man erhält

$$\frac{1}{F'} = (n-1)\left(\frac{1}{r_1} - \frac{1}{r_2}\right) \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (25)$$

Die erste Hauptbrennweite F hat dieselbe Größe, aber wie immer entgegengesetzes Vorzeichen. Im Folgenden ist unter Brennweite stets die zweite verstanden, und dieselbe mit F bezeichnet.

Das Vorzeichen derselben ergibt sich für alle Fälle aus (24) und für dünne Linsen aus (25). Führt man die Radien beider Flächen mit richtigem Vorzeichen in (25) ein, und setzt für plane Flächen den betr. Radius $= \infty$, so findet man leicht, daß alle Linsen, welche in der Mitte am dicksten sind, kollektiv wirken (**91**), solche, welche in der Mitte am dünnsten sind, dispansiv. Zu den ersteren (Fig. 27) gehören die bikonvexen, plankonvexen und konkav-konvexen (mit stärker gekrümmter Konvexfläche), zu den letzteren (Fig. 28) die bikonkaven, plankonkaven und konvex-konkaven. Für die Linse f wäre z. B. r_1 und r_2 positiv zu nehmen, also so zu belassen wie in (25), so dass, da $r_2 < r_1$ ist, F negativ wird ($n-1$ ist für Glas etwa $= 1/2$, stets aber positiv).

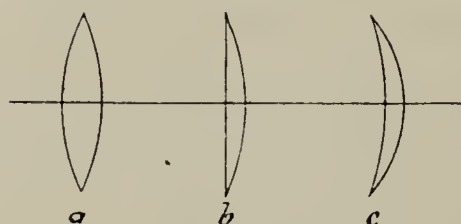


Fig. 27.

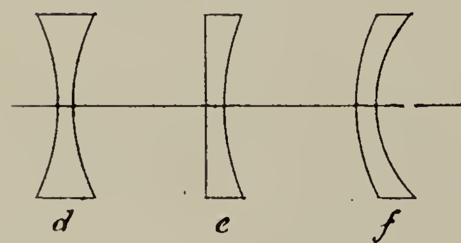


Fig. 28.

Auch die Lage der Hauptpunkte (zugleich Knotenpunkte) ist leicht zu berechnen, was hier unterbleibt. Sie liegen meist innerhalb der Linse, und bei symmetrischen Linsen symmetrisch. Die Konstruktion des Bildes ist hier noch einfacher als in **90**. Fig. 29 zeigt sie für das Objekt LN. $H(K)$, $H'(K')$ sind die Hauptpunkte, F, F' die Brennpunkte. Von den drei Konstruktionsstrahlen NR, NT und NK sind auch hier nur zwei erforderlich.

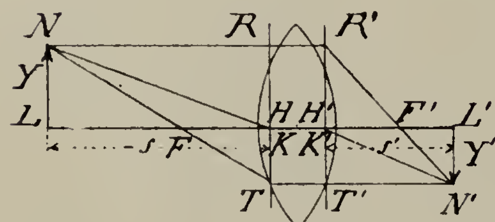


Fig. 29.

Für Linsen verwandelt sich Gleichung (23), wegen der Gleichheit beider Brennweiten bei entgegengesetztem Vorzeichen, in die einfachere Gleichung

$$-\frac{1}{S}+\frac{1}{S'}=\frac{1}{F} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (26)$$

Die Vergrößerung läßt sich hier aber am einfachsten aus den konjugierten Weiten S und S' ersehen, da bei Linsen, wie z. B. Fig. 29 ergibt,

$$\frac{y'}{y}=\frac{S'}{S}. \quad \ldots\ldots\ldots \quad (27)$$

93. Ein zentriertes System mehrerer Linsen ist nach Analogie von 89 zu behandeln. Es empfiehlt sich aber hier mehr das konstruktive als das rechnerische Verfahren. Nur wenn zwei Linsen von den Brennweiten F_1 und F_2 unmittelbar aneinanderstoßen, ergibt die Rechnung noch ein bemerkenswertes Resultat. Wie Fig. 30 veranschaulicht, ist hier das optische Intervall Δ (86) gleich der Summe der beiden Brennweiten ($\Delta = F_1 + F_2$), folglich ergibt sich aus (21) für die resultierende Brennweite Φ:

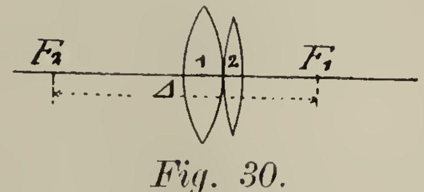


Fig. 30.

$$\Phi=\frac{F_1 F_2}{F_1+F_2} \quad \text{oder} \quad \frac{1}{\Phi}=\frac{1}{F_1}+\frac{1}{F_2}. \quad \ldots\ldots \quad (28)$$

Die optische Kraft vereinigter Linsen ist also die Summe der optischen Kräfte der Einzellinsen. Wegen dieser einfachen Summierbarkeit, welche natürlich im algebraischen Sinne gilt, eignen sich die optischen Kräfte mehr als die Brennweiten zur Charakterisierung der Linsen. Die Maßeinheit der optischen Kräfte ist die Dioptrie, d. h. die optische Kraft, welche einer Brennweite von 1 m entspricht. Also bedeutet $+40$ Dioptrien eine Brennweite von 2,5 cm, -10 Dioptrien eine negative Brennweite von 10 cm; beide Linsen vereinigt haben $+30$ Dioptrien, wirken also wie eine Konvexlinse von $3^1/_3$ cm Brennweite.

94. Die Bilder, welche eine Linse von einem reellen Objekte gibt, lassen sich hinsichtlich ihrer Lage und Vergrößerung sowohl durch Rechnung wie durch Konstruktion leicht finden. Die Ergebnisse sind wörtlich übereinstimmend mit den in 84 für Spiegel abgeleiteten: eine Konvexlinse bildet wie ein Konkavspiegel ab, eine Konkavlinse wie ein Konvexspiegel.

Für virtuelle Objekte (vgl. 71) ist in (26, 27) S nicht wie bei reellen negativ, sondern positiv zu nehmen. Für Konvexlinsen (F positiv) ist hiernach S' stets positiv und $< S$, also $y' < y$, d. h. die Linse gibt von dem virtuellen Objekte ein reelles, verkleinertes und der Linse näheres Bild. In Fig. 31 sei Y ein Objekt, welches von der Linse L in y' reell abgebildet wird. Wird nun die Konvexlinse K in die Strahlen zwischen L und y' eingeschoben, so bildet y' für K ein virtuelles Objekt. Die leicht verständliche Konstruktion zeigt, daß statt des Bildes y' das nähere und kleinere reelle

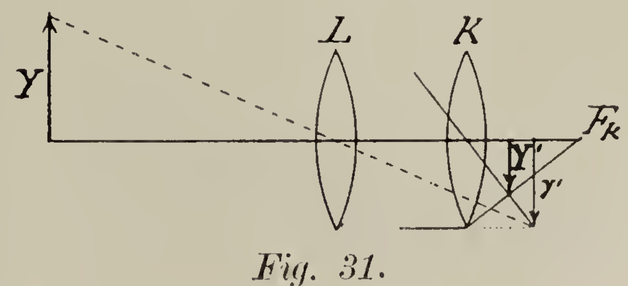


Fig. 31.

Bild Y' entsteht. Eine so eingeschaltete Konvexlinse heisst „Kollektivlinse" (im engeren Sinne). — Wird statt K eine Konkavlinse K' eingeschaltet (Fig. 32), so ist in (26) S wieder positiv, aber F negativ zu nehmen. Es wird dann

$$S' = \frac{FS}{F - S},$$

also positiv und $> S$, wenn $S < F$, dagegen negativ, wenn $S > F$; und zwar wird im letzteren Falle $S' > S$, wenn $S < 2F$, und $S' < S$, wenn $S > 2F$.

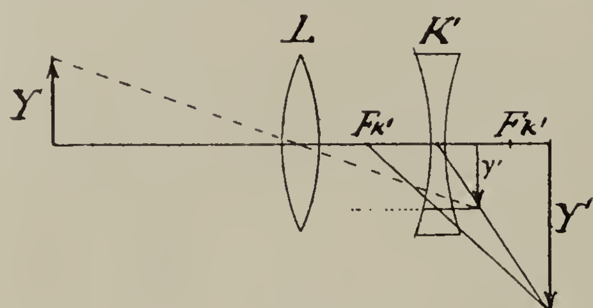


Fig. 32.

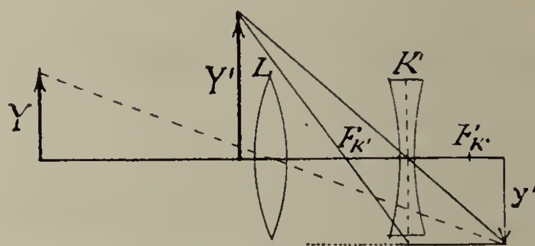


Fig. 33.

Eine eingeschaltete Konkavlinse macht also das reelle Bild y' nur entfernter und größer, wenn die Linse um weniger als ihre Brennweite von y' entfernt ist (Fig. 32), dagegen macht sie es virtuell unter Umkehrung, wenn sie um mehr als ihre Brennweite von y' absteht (Fig. 33); hier ist das Bild Y' zugleich $> Y$, weil der Abstand weniger beträgt als die doppelte Brennweite. (In Fig. 31—33 F_K, $F_{K'}$ die Brennpunkte der eingeschalteten Linsen K, resp. K'.)

Nicht homozentrische Abbildung.

95. Die Bedingungen der homozentrischen Abbildung (**73**, **74**) sind, selbst für ein unendlich dünnes Strahlenbündel, welches vom Objektpunkt ausgeht, nicht erfüllt: 1) wenn dasselbe mit der Axe einen merklichen Winkel bildet (schiefe Inzidenz), 2) wenn die brechende Fläche nicht genau sphärisch ist, 3) bei einem System mehrerer sphärischer Flächen oder Linsen, wenn dasselbe nicht zentriert ist (**89**).

Für alle diese Fälle läßt sich die Abbildung des Punktes folgendermaßen übersehen. Ein homozentrisches Strahlenbündel stellt die Radien eines unendlich kleinen Teiles einer Kugelfläche (Wellenfläche) dar, welche im leuchtenden Punkte ihren Mittelpunkt hat; sie sind zu dieser Kugelfläche senkrecht. Auch die Strahlen des homozentrisch gebrochenen Bündels stehen senkrecht zu einer Kugelfläche, welche im Bildpunkt ihren Mittelpunkt hat. Aber auch die Strahlen eines nicht homozentrisch gebrochenen Bündels stehen stets senkrecht zu einer Wellenfläche, welche jedoch in diesem Falle nicht mehr kugelig ist. Welche Gestalt aber auch diese Wellenfläche haben mag, das unendlich kleine in Betracht kommende Stück derselben läßt sich ersetzen durch die Scheitelgegend des die Fläche berührenden Paraboloids. Die zur Scheitelgegend eines Paraboloids senkrechten Linien gehen aber immer durch zwei unendlich kurze grade Linien hindurch, welche durch die Brennpunkte der beiden Hauptparabeln gehen, und zur Axe und zu einander senkrecht sind. Diese beiden Linien (Brennlinien) treten daher an die Stelle des hier nicht vorhandenen punktförmigen (stigmatischen) Bildes. Eine solche Abbildung heißt astigmatisch.

In den drei angeführten Fällen bildet sich also ein Punkt in Gestalt zweier von einander entfernter und zu einander senkrechter Brennlinien ab. Ein Gegenstand liefert also hier stets ein verwaschenes Bild, außer wenn er aus graden Linien besteht, deren Richtung derjenigen der einen Brennlinie entspricht. Von einem Gitter senkrecht sich

kreuzender Linien kann daher jedes der beiden Systeme für sich an zwei verschiedenen Orten, den Orten beider Brennlinien, sich scharf abbilden.

96. Auch dann kann keine homozentrische Abbildung stattfinden, wenn bei einer sphärischen Fläche oder Linse das einfallende Strahlenbündel nicht unendlich dünn ist, wenn z. B. ein großer Teil der Fläche, anstatt der bloßen Scheitelgegend, zur Brechung beiträgt. In diesem Falle (gewöhnlich als Brechung bei großer Oeffnung bezeichnet) lehrt das Brechungsgesetz, daß die von der Axe entfernteren Strahlen so gebrochen werden, daß sie die Axe näher oder entfernter als die zentralen schneiden. In Fig. 34 ist ein parallel einfallendes Strahlenbündel dargestellt, das auf die Fläche AB fällt. F ist der Vereinigungspunkt der zentralen Strahlen, wie ab, $a'b'$, also der Brennpunkt. Der Strahl cd schneidet dagegen nach der Brechung die Axe nicht in F, sondern in f, der Strahl $c'd'$ in f'; diese beiden Strahlen schneiden sich gegenseitig in g, welcher Punkt also dem Auge schwach leuchtend erscheinen muß. Alle solche Schnittpunkte benachbarter Strahlen liegen in einer Kurve gF, welche in den Brennpunkt ausläuft, sie heißt Brennlinie. Denkt man sich die Figur um die Axe gedreht, so daß alle Brennlinien zur Geltung kommen, so entsteht eine kelchförmige Brennfläche, welche schwach leuchtet, und im Brennpunkt, in welchem sich relativ viele Strahlen vereinigen, eine stark leuchtende Spitze hat. Befindet sich in F eine auffangende Ebene EE, so zeigt dieselbe um den Brennpunkt einen schwach erleuchteten Hof. Bildet sich ein Objekt bei großer Oeffnung ab, so machen diese Höfe das Bild verwaschen.

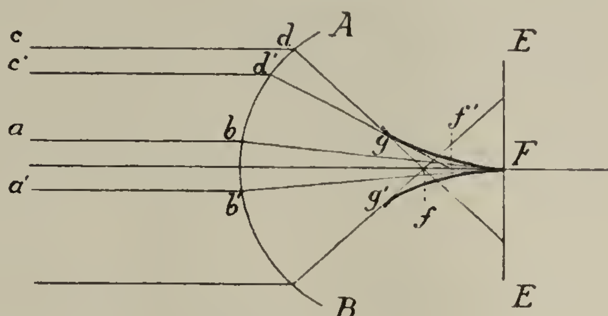


Fig. 34.

Diesen Uebelstand, welchen man als Aberration bezeichnet, kann man vermindern: 1. durch Beschränkung der Brechung auf die Scheitelgegend, mittels einer engen Blende, 2) durch Verwendung besonderer Flächenformen, 3) durch geeignete Kombinationen mehrerer Linsen, worauf hier nicht eingegangen werden kann. Erwähnt sei nur, daß schon bei einer einfachen Linse die Aberration vermindert werden kann, wenn man die Krümmung beider Flächen ungleich macht, und daß sie bei unsymmetrischen Konvexlinsen geringer ist, wenn die stärkere Krümmung dem Objekte zugewandt wird. Ein System, welches für Punkte der Axe bei großer Oeffnung homozentrische Abbildung liefert, heißt aberrationsfrei.

97. Ein aberrationsfreies System bildet aber außerhalb der Axe liegende Punkte keineswegs homozentrisch ab. In Fig. 35 sei z. B. AB die Hauptebene eines aberrationsfreien Systems, welches von dem Axenpunkt L trotz großer Oeffnung ein homozentrisches Bild in L' liefert. Der Objektpunkt N wirft nun ebenfalls Strahlen auf die ganze Oeffnung; von diesen vereinigen sich die auf die Scheitelgegend S fallenden in N', dagegen die auf die Randgegend fallenden in N''. Auch diesen großen Uebelstand kann man durch geeignete Kombinationen ziemlich beseitigen; Systeme dieser Art nennt man aplanatisch. Jedoch läßt sich Aplanasie eines Systems immer nur für einen bestimmten Objekt-

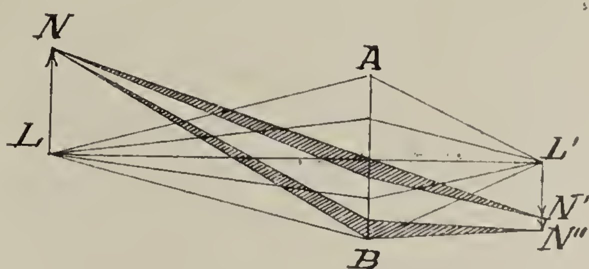


Fig. 35.

abstand erreichen, welcher also bei solchen Systemen (Mikroskop-Objektiven) stets innegehalten werden muß.

XI. Farbenzerstreuung durch Brechung.

98. Während im leeren Raume die Geschwindigkeit des Lichtes für alle Lichtarten (Farben) dieselbe ist, ist dies in durchsichtigen Medien nicht mehr der Fall, sondern die Geschwindigkeit ist im allgemeinen um so größer, je kleiner die Schwingungszahl, d. h. am größten für rotes, am kleinsten für violettes Licht, also umgekehrt der Brechungsindex am kleinsten für das erstere. Ein weißer Lichtstrahl wird daher durch die ungleich starke Ablenkung seiner Komponenten in farbige Strahlen zerlegt, und es entsteht unter geeigneten Umständen eine kontinuierliche Farbenfolge, das Spektrum.

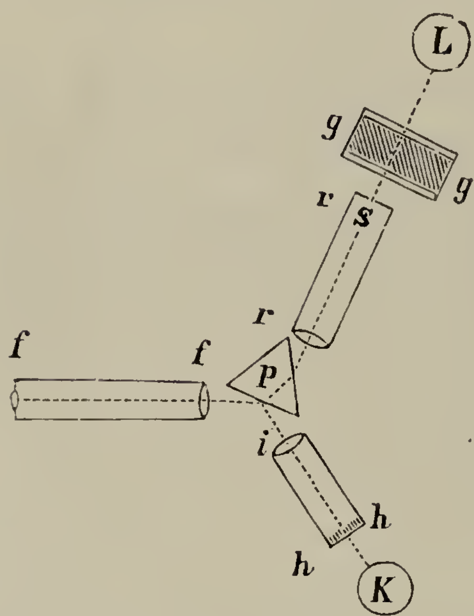


Fig. 36.

Der gewöhnlichste Spektralapparat (Fig. 36) besteht aus einem Glasprisma *p*, auf welches durch das Rohr *rr*, das bei *s* in seinem Verschluß einen den Prismenkanten parallelen Spalt hat, Licht von der Lichtquelle *L* (Lampe, Sonne, Wolken) fällt; durch die zweimalige Brechung gelangt das Licht in das Fernrohr *ff*, welches auf den Spalt eingestellt ist. Statt der weißen Spaltlinie sieht man ein Spektrum, und zwar in verkehrtem Bilde, so daß der Beobachter das am wenigsten abgelenkte Rot zur Linken sieht. Bei Tages- oder Sonnenlicht erscheinen im Spektrum feine dunkle Linien, die Fraunhofer'schen Linien. Zur Orientierung im Gesichtsfelde kann die durchsichtige und von der Lampe *K* beleuchtete Skala *hh* dienen; durch Reflexion von der *i* zugewandten Prismenfläche erscheint im Fernrohr ein Bild der Skala, das sich mit dem Spektrum deckt.

99. Bringt man zwischen Lichtquelle und Spalt eine gefärbte durchsichtige Substanz, so erscheinen die verschiedenen Teile des Spektrums in verschiedenem Grade verdunkelt, weil die Färbung darauf beruht, daß die verschiedenen Farben in ungleichem Grade durchgelassen werden. Manche gefärbte Körper lassen bestimmte Farben überhaupt nicht durch, so daß das Spektrum schwarze Unterbrechungen, sogen. Absorptionsstreifen, zeigt. Der Grad der Absorption, also die Dunkelheit der Absorptionsstreifen, hängt von der Zahl der durchlaufenen absorbierenden Moleküle ab, also von der Dicke und Konzentration der absorbierenden Schicht.

Gefärbte Flüssigkeiten bringt man in ein von zwei parallelen Glasplatten begrenztes Gefäß *gg*. Die gefärbte Substanz kann übrigens statt zwischen Lichtquelle und Spalt mit gleicher Wirkung auch zwischen *r* und *p*, oder zwischen *p* und *f*, oder zwischen Fernrohr und Auge angebracht werden.

Die durch das Prisma bewirkte Seitenablenkung, welche Unbequemlichkeiten verursacht, kann vermieden werden, indem man mehrere Prismen aus Flint- und Kronglas so in entgegengesetzter Anordnung (Fig. 37) zusammenfügt, daß die Ablenkung kompen-

siert wird, aber nicht vollständig die Farbenzerstreuung; um letztere einigermaßen groß zu erhalten, müssen mehrere solcher Prismenpaare auf einander folgen (Spektroskope mit g r a d e r Durchsicht). Auch solche Apparate müssen mit Lupen oder Fernröhren kombiniert werden, wenn man FRAUNHOFERsche Linien sehen will. Kombiniert man umgekehrt Prismen von Flint- und Kronglas von solchem Winkelverhältnis, daß sich die Farbenzerstreuung, aber nicht die Ablenkung kompensiert, so entsteht das a c h r o m a t i s c h e P r i s m a.

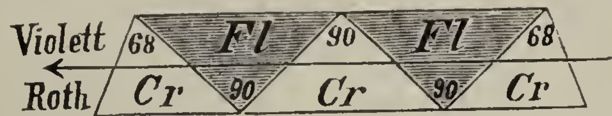


Fig. 37.

100. Auch bei der Brechung durch sphärische Flächen und Linsen tritt notwendig Farbenzerstreuung ein. Eine Konvexlinse liefert z. B. von einem entfernten weißen Punkte eine Reihe verschieden entfernter farbiger Bildpunkte: der violette liegt am nächsten, der rote am entferntesten. Ebenso liefert sie von einem weißen Quadrat eine Reihe farbiger Bilder, von denen das rote als das entfernteste das größte ist. Eine das Bild auffangende Fläche kann also nie ein scharfes Bild empfangen, sondern die farbigen Bilder überdecken sich zu einem weißen Quadrat mit farbigen Rändern; der Rand ist rotgelb oder blauviolett je nach der Stellung der Fläche; über die Ursache s. Kap. VII.

Die durch die farbigen Ränder bedingte Unschärfe kann man ziemlich vollständig durch a c h r o m a t i s c h e L i n s e n k o m b i n a t i o n e n vermeiden, indem man statt einer einfachen Konvexlinse eine konvexe Kronglaslinse mit einer konkaven Flintglaslinse von solchem Dioptrienverhältnis zusammenkittet, daß die Farbenzerstreuungen sich kompensieren, aber nicht vollständig die Ablenkungen, auf welchen das Bild beruht, so daß die nach (**93**) resultierende Dioptrienzahl noch positiv ist.

Bei v i r t u e l l e r Abbildung eines Objektes ist eine achromatische Kombination unnötig, weil die verschiedenfarbigen Bilder sich für das Auge ziemlich decken, wenn dasselbe unmittelbar an der Linse ist. In Fig. 38 habe die Linse zwischen F_v und F_r ihre Brennpunkte für violette, gelbe, rote Strahlen; sie gibt dann von dem Objekte LN eine Reihe virtueller Bilder über L': das violette in v, das rote in r; von S aus gesehen, decken sich alle diese Bilder. Lupen und Okularlinsen macht man daher nicht achromatisch.

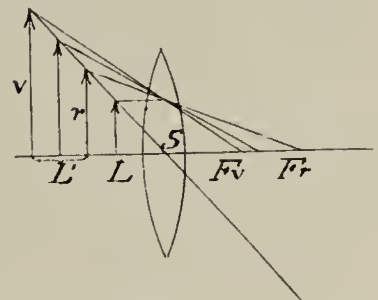


Fig. 38.

XII. Polarisation des Lichtes. Anisotropie.

101. Die Schwingungen des Lichtes können als Transversalschwingungen des lichtvermittelnden Aethers aufgefaßt werden, d. h. die Teilchen schwingen (**62**) senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung, also zum Lichtstrahl. Die Ebene, in welcher ein Aetherteilchen schwingt, heiße Schwingungsebene; offenbar kann bei einem Lichtstrahl jede der unzähligen durch ihn gelegten Ebenen Schwingungsebene sein. Man nimmt nun an, daß bei den Strahlen gewöhnlichen Lichtes alle Schwingungsebenen benutzt werden. P o l a r i s i e r t e s Licht heißt solches von einer e i n z i g e n S c h w i n g u n g s e b e n e. Polarisiertes Licht

läßt sich aus gewöhnlichem durch Reflexion, Brechung, am bequemsten aber durch Brechung in anisotropen Körpern erzeugen.

102. Unter den Substanzen unterscheidet man isotrope, welche nach allen Richtungen gleiche Eigenschaften (Dichte, Wärmeleitfähigkeit, Lichtgeschwindigkeit etc.) besitzen; zu ihnen gehören Luft, homogene Flüssigkeiten, gut gekühltes Glas, feste Körper, welche nach dem regulären System krystallisiert sind. Anisotrope Substanzen heißen solche, welche nicht in diesem Sinne homogen sind; meist zeigen sie eine bestimmte Richtung größter oder kleinster Dichte, Lichtgeschwindigkeit etc., welche man als (optische) Hauptaxe bezeichnet. Viele zeigen auch senkrecht zur Hauptaxe noch ausgezeichnete Richtungen und heißen dann optisch zweiaxig. Anisotrop sind u. a. alle krystallinischen Substanzen außer denjenigen des regulären Systems. Unter den einaxigen Körpern unterscheidet man positiv und negativ einaxige. Erstere haben in der Richtung der Axe die größte Lichtgeschwindigkeit, also die geringste optische Dichte und den kleinsten Index; bei den letzteren ist es umgekehrt.

103. Ein gewöhnlicher Lichtstrahl, welcher auf einen anisotropen Körper fällt, wird aus Gründen, welche hier übergangen werden müssen, in zwei gebrochene Strahlen zerlegt (Doppelbrechung): in einen nach dem gewöhnlichen Brechungsgesetz verlaufenden ordinären, und einen abweichend verlaufenden extraordinären. Für den ordinären Strahl gilt der der Axenrichtung entsprechende Index (vgl. **102**), für den extraordinären kommen dagegen je nach der Einfallsrichtung verschiedene Indices zur Geltung, deren Grenzwert derjenige der Axenrichtung ist. Beide Strahlen sind polarisiert; die Schwingungsebene des ordinären Strahles ist senkrecht zum Hauptschnitt des Krystalls, diejenige des extraordinären demselben parallel.

In dem aus einem Kalkspatkrystall hergestellten Nicol'schen Prisma ist durch einen Kunstgriff der ordinäre Strahl mittels totaler Reflexion (**68**) am Durchgang verhindert, so daß ein gewöhnlicher Lichtstrahl durch das Prisma in einen polarisierten extraordinären Strahl verwandelt wird.

104. Fällt ein irgendwodurch (z. B. durch einen „polarisierenden“ Nicol) polarisierter Strahl auf eine anisotrope Substanz, so geht er in zwei zu einander senkrecht polarisierten Anteilen hindurch: der eine schwingt in der Ebene des Hauptschnitts, der andere senkrecht zu derselben. Auf beide Anteile verteilt sich die Energie nach dem Parallelogramm der Kräfte: Ist *NN* (Fig. 39) die Schwingungsrichtung des einfallenden Strahles, also die Schwingungsebene des polarisierenden Nicols, und *ca* seine Amplitude, *OO*, *EE* die ordinäre und extraordinäre Schwingungsrichtung des Krystalls, so sind *cb* und *cd* die auf beide Ebenen fallenden Anteile. Fällt *ca* mit *EE* zusammen, so geht das ganze Licht extraordinär hindurch, und der Anteil *cb* wird Null.

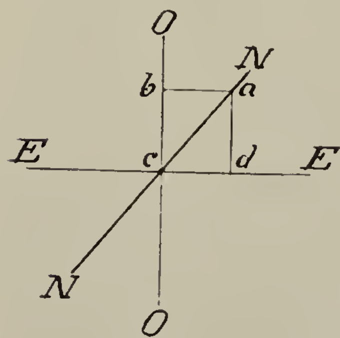


Fig. 39.

Ein Nicol läßt nur in der Richtung *EE* schwingendes Licht durch; ein nach *OO* schwingender Strahl geht gar nicht durch den Nicol (wird total seitwärts reflektiert). Ein Nicol'sches Prisma ist daher ein bequemes Mittel, nicht allein Licht zu polarisieren, sondern auch die Schwingungsrichtung eines polarisierten Strahles zu erkennen. Ferner folgt hieraus, daß durch zwei Nicols von gleicher Axe kein Licht hindurchgeht, wenn ihre Schwingungsebenen (Hauptschnitte) zu einander senkrecht stehen.

105. Die beiden Schwingungen nach *cb* und *cd* (Fig. 39) pflanzen sich mit verschiedener Geschwindigkeit fort, haben also ungleiche Wellenlänge (58). Je längeren Weg sie im Krystall zurücklegen, um so größere Phasenverschiedenheit müssen sie daher erlangen. Sie können sich aber nicht gegenseitig stören, weil sie zu einander senkrecht schwingen. Läßt man sie aber nach dem Austritt aus dem Krystall durch einen Nicol gehen (den „analysierenden" Nicol), so fällt auf dessen Schwingungsrichtung von jedem Strahl ein nach dem Prinzip von **104** sich ergebender Anteil. In Fig. 40 seien *ca* und *cb* die Amplituden des extraordinären und des ordinären Strahles und *NN* die Schwingungsebene des analysierenden Nicols, so sind *cd* und *ce* die Amplituden der beiden in *NN* entstehenden Schwingungen, welche nun vermöge ihres Phasenunterschiedes mit einander interferieren.

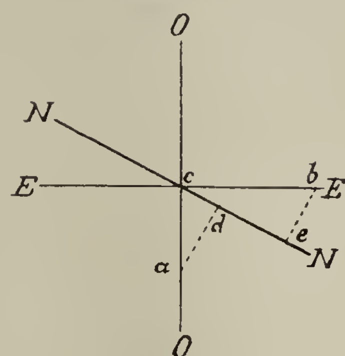


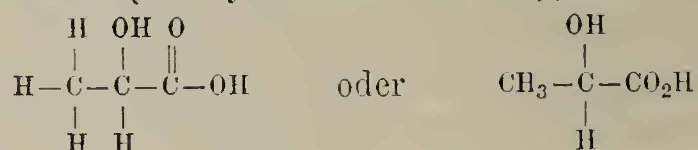
Fig. 40.

Diese Interferenz besteht bei einfarbigem Lichte (z. B. Natriumlicht) in einer algebraischen Summierung der Amplituden (vergl. 59); sind beide vermöge der im Krystall erlangten Phasendifferenz einander entgegengesetzt, so subtrahieren sie sich, und bei Gleichheit findet Auslöschung statt. Bei weißem Lichte wird diese Schwächung oder Auslöschung nur Eine Farbe betreffen, so daß der Rest eine Farbe (Interferenzfarbe) zeigt. Daher erscheinen anisotrope Platten, zwischen zwei Nicols gebracht, in homogenem Lichte in irgend einem Grade verdunkelt, in weißem farbig, und man sieht leicht ein, daß Helligkeitsgrad, resp. Farbe, abhängen muß: 1) von der Orientierung der Richtungen *NN* zu den Richtungen *OO* und *EE*, 2) von der in der anisotropen Platte zurückgelegten Weglänge (welche den Phasenunterschied bedingt), also von der Dicke der Platte. Bei dicken Platten sind gewöhnlich die Weglängen um die Mitte herum verschieden, z. B. wenn die Strahlen wegen Brechung konvergieren. Es entsteht dann um die Mitte herum ein System farbig abgestufter Figuren (konzentrische Kreise, Hyperbelsysteme etc.).

Bei mikroskopisch dünnen anisotropen Gegenständen ist die Interferenz oft zu gering, um im weißen Lichte durch eine Farbe die Anisotropie sichtbar werden zu lassen. In solchen Fällen bringt man eine dünne anisotrope Platte (Glimmerblatt) zwischen die Nikols, so daß das Gesichtsfeld eine Interferenzfarbe zeigt, und zwar diejenige, welche durch kleine Aenderungen der Interferenz besonders stark ihren Farbenton ändert (die sog. „Uebergangsfarbe", ein bräunliches Rot); bringt man jetzt das Objekt auf die Platte, so erscheint dasselbe in anderer Farbe als der Grund, z. B. blau oder gelb.

106. Gewisse Substanzen bewirken in durchgehenden polarisierten Strahlen eine allmähliche Drehung der Schwingungsebene (oder, wie es oft ausgedrückt wird, der zu ihr senkrechten sog. Polarisationsebene). Der Drehungswinkel nach rechts oder links (im Sinne des betrachtenden Auges) ist proportional der in der drehenden Substanz zurückgelegten Weglänge, und außerdem einer Konstanten, welche der drehenden Substanz eigentümlich ist, der sog. spezifischen Drehung, deren Bestimmung man eine Weglänge von 0,1 m zu Grunde legt. Diese Konstante hängt, außer von der Substanz, von der Wellenlänge des Lichtes und von der Temperatur ab und wird gewöhnlich für das Licht der Spektrallinie D angegeben und mit α_D bezeichnet; bei Lösungen drehender Substanzen hängt der Drehwinkel außerdem von der Konzentration ab, und wird hier für eine supponierte Konzentration von 100 % (nach Gewicht, nichtnach Molen) angegeben.

107. Drehend wirken von organischen Verbindungen nur solche, in deren Molekül ein sogenanntes unsymmetrisches C-Atom vorkommt, d. h. ein solches, dessen 4 Valenzen sämtlich in verschiedener Weise gesättigt sind; ein Beispiel ist die α-Oxypropionsäure (Aethyliden-Milchsäure), deren Konstitution ist



Alle diese Substanzen können in einer rechts- und in einer linksdrehenden Modifikation existieren, welche man, wenn sie krystallisiert sind, an der Hemiedrie-Richtung der Krystalle erkennen kann. Sind gleiche Anteile beider Modifikationen desselben Körpers in Lösung, so dreht dieselbe nicht (ist „optisch inaktiv").

Um die Drehung einer Substanz zu erkennen, bringt man sie zwischen Nicols mit senkrecht gekreuzten Schwingungsebenen, welche also ohne die Substanz kein Licht durchlassen. Bei Einführung der Substanz wird das dunkle Gesichtsfeld hell; um es wieder dunkel zu machen, muß man einen der beiden Nicols um seine Axe drehen. Bei einer um 6° nach rechts drehenden Zuckerlösung müßte hierzu der analysierende Nicol um 6° nach rechts, oder der polarisirende um 6° nach links gedreht werden.

Feinere Messungsapparate können hier nicht behandelt werden.

XIII. Stationäre elektrische Ströme.

108. Die Bewegung der Elektrizität in Leitern läßt sich in vielen Hinsichten mit einer Flüssigkeitsströmung vergleichen, vor allem darin, daß auch die Elektrizität sich immer nur unter dem Einfluß von Niveau- oder Druckdifferenzen bewegt (vgl. 41). Die dem Niveau oder Druck entsprechende örtliche Größe bezeichnet man als Potential. Es genügt meist, die Strömung der positiven Elektrizität zu betrachten; dieselbe strömt immer von Punkten höheren positiven Potentials zu solchen von geringerem positivem oder von negativem Potential. Die in der Zeiteinheit durch den Querschnitt des Leiters strömende (positive) Elektrizitätsmenge heißt die Stromstärke oder Strom-

intensität; sie ist bei stationären Strömen auch hier (vgl. 48) in jedem Querschnitt eines einfachen Kreises dieselbe.

Die Stromstärke J ist maßgebend für alle Wirkungen des Stromes nach außen, dagegen für alle Wirkungen auf den durchströmten Leiter selbst die Stromdichte $\varDelta$, d. h. die Stromstärke dividiert durch die Querschnittsgröße q; also $\varDelta = J/q$. Offenbar ist also die Dichte die in der Zeiteinheit durch die Querschnittseinheit strömende Elektrizitätsmenge, oder man kann auch sagen: die Stromstärke drückt die Volumgeschwindigkeit, die Stromdichte die Längengeschwindigkeit der Elektrizität aus.

109. In einem leitenden Kreise, welcher ein Element, z. B. ein DANIELLsches, enthält, unterhält dieses eine beständige Potentialdifferenz, welche hier etwa 1 Volt beträgt. Zunächst nehmen wir an, daß die Zink- und die Kupferplatte des Elementes sich unendlich nahe gegenüberstehen; stellt man dann den ganzen Kreis aufgewickelt als eine grade Linie (Abszissenaxe) dar, und die Potentiale als Ordinaten, so kann man das ganze Potentialgefälle durch Fig. 41 ausdrücken, in welcher KZ den als homogen angenommenen Schließungsdraht bedeutet, und Ka, Zb die Potentiale am Kupfer- resp. Zinkpol des Elementes. Ist der ganze Kreis isoliert, so bedeutet Ka ein Potential von $+\frac{1}{2}$ Volt und Zb ein solches von $-\frac{1}{2}$ Volt. Längs des Drahtes KZ herrscht dann das gradlinige Potentialgefälle ab; die Mitte c hat das Potential 0. Als elektromotorische Kraft E des Elementes bezeichnet man die Höhe der vertikalen Linie $Ka + Zb$, welche hier 1 Volt bedeutet.

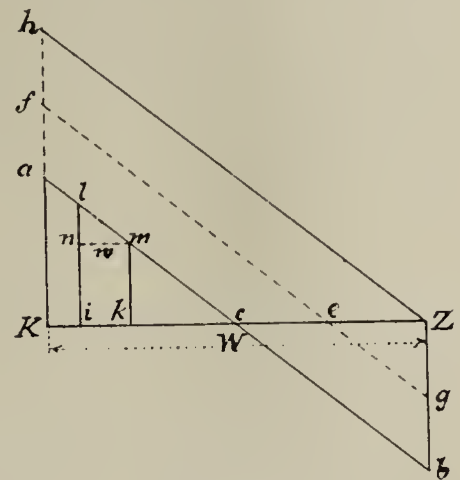


Fig. 41.

Ein mit der Erde leitend verbundener Punkt muß stets das Potential Null haben, weil die Elektrizität auf eine unendlich große Oberfläche abströmt. Wird also der Zinkpol mit der Erde verbunden, so nimmt er das Potential 0, der Kupferpol das Potential $Kh = 1$ Volt an, und die Gefälllinie wird hZ. Würde der Punkt e zur Erde abgeleitet, so würde dieser das Potential 0 annehmen und die Gefälllinie fg entstehen. Von der Isolation unabhängig bleibt also: 1) die elektromotorische Kraft $Ka + Zb = Kh = Kf + Zg$, 2) die Neigung der Gefälllinie ab (resp. hZ oder fg).

Die Länge KZ bezeichne speziell den Leitungswiderstand W des Schließungsdrahtes, dergestalt, daß sie sich z. B. verdoppeln würde, wenn der Draht nur halb so dick wäre; man bezeichnet sie daher als die „Widerstandslänge". Offenbar bezeichnet nun die Steilheit der Gefälllinie, oder die Tangente des Winkels hZK oder φ, wie in 47, die Strömungsgeschwindigkeit, d. h. die Stromstärke J, und da tang $\varphi = Kh/KZ = E/W$, so ist

$$J = \frac{E}{W}, \quad \ldots \ldots \ldots \ldots (1)$$

das OHM'sche Gesetz. Aber eine ähnliche Beziehung besteht auch zwischen dem Widerstand w einer Teilstrecke, z. B. ik, und der Potentialdifferenz

($il - km = nl$) ihrer Endpunkte, welche p sein mag; es ist nämlich offenbar auch $p/w = \operatorname{tang} \varphi = J$, so daß die Beziehung

$$wJ = p \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (2)$$

ganz allgemein für jedes Stück gilt, und für den ganzen Kreis in das Ohm'sche Gesetz $WJ = E$ übergeht.

Ist der Schließungsdraht nicht homogen, so entsteht, ähnlich wie in Fig. 5, eine geknickte Gefälllinie, deren Steilheiten nicht mehr die Stromstärke, sondern die Stromdichte (**108**) darstellen. Nimmt man aber die Abszissen nicht den wirklichen Längen, sondern den Widerstandslängen (s. oben) proportional, so entsteht wieder eine gradlinige Gefälllinie.

Das Element selbst hat, abweichend von der obigen Annahme, einen eigenen Widerstand, da die Polplatten einen merklichen Abstand haben. Daher ist die Potentialdifferenz der beiden Pole nur bei mangelnder Schließung gleich der elektromotorischen Kraft E, bei geschlossenem Kreise dagegen stets kleiner als letztere, wie sich leicht zeigen läßt. Ist nämlich w_1 der Widerstand des Elementes, w_2 derjenige des Schließungsdrahtes, so ist nach (2) die Potentialdifferenz der Pole $p = w_2 J$, und da nach (1) $J = E/(w_1 + w_2)$, so ist

$$p = \frac{w_2}{w_1 + w_2} E, \text{ also } < E,$$

was sich auch graphisch ableiten läßt, wenn man die Widerstandslänge des Elementes einführt.

110. Sind mehrere Elemente im Kreise, so summieren sich ihre elektromotorischen Kräfte, auch bei Gegenschaltung, algebraisch, so daß man, da auch alle Widerstände sich summieren, das Ohm'sche Gesetz auch schreiben kann

$$J = \frac{\text{Summe aller } E}{\text{Summe aller } W} \quad \text{oder} \quad J = \frac{\Sigma(E)}{\Sigma(W)}.$$

Für das Folgende ist noch die graphische Darstellung des Potentialgefälles von Interesse für eine an irgend einer Stelle der Leitung, z. B. c, gleichsinnig oder gegensinnig eingeschaltete elektromotorische Kraft e, welche durch die Länge ik dargestellt sei. Fig. 42 und 43 stellen für beide Fälle die Potentiale dar; durch gleichsinnige Schaltung wird natürlich der Verlauf (hk, iZ) steiler, durch gegensinnige (hi, kZ) weniger steil. Man kann auch leicht für beide Fälle die Potentialdifferenz p zweier Punkte R und S angeben, zwischen welchen eine elektromotorische Kraft e liegt; ist w der Widerstand der Strecke RS, so ist hier nicht wie in (2) $p = Jw$, sondern bei Gleichschaltung p (hier Länge fg) $= Jw - e$, bei Gegenschaltung p (hier Länge $f'g'$) $= Jw + e$.

Fig. 42.

Fig. 43.

111. Aus diesen Sätzen lassen sich die Strömungsgesetze für verzweigte Drahtleitungen (Stromnetze) leicht ableiten. Vor allem muß, wenn die Strömung stationär ist, zu jedem Punkte der Leitung in der Zeit-

einheit ebensoviel Elektrizität zu- wie abfließen; nimmt man alle zufließenden Elektrizitätsmengen, d. h. Stromstärken, positiv, alle abfließenden negativ, so muß also sein $\Sigma(+i) + \Sigma(-i) = 0$ oder kurz $\Sigma(i) = 0$. (Σ ein Summierungszeichen wie in **110**.) Ferner gilt für jeden in sich abgeschlossnen Teil des Netzes, z. B. die Leitung *acbda* in Fig. 44, folgendes: die Potentialdifferenz der Punkte *b* und *a* sei *p*, dann ist für *acb* $w_1 i_1 = p$, ebenso für *adc* $w_2 i_2 = p$, also $w_1 i_1 = w_2 i_2$. Enthält *acb* irgendwo, z. B. bei *c*, eine elektromotorische Kraft *e*, von der durch den Pfeil angegebenen Richtung, so ist nach **110** $p = w_1 i_1 - e$, also $w_1 i_1 - e = w_2 i_2$ oder $w_1 i_1 - w_2 i_2 = e$.

Fig. 44.

Letzteres verallgemeinert ergibt für jede in sich geschlossene Bahn des Stromnetzes den Satz $\Sigma(iw) = \Sigma(e)$, worin die Vorzeichen nach der Richtung der *i* und *e* zu nehmen sind. (Welche Richtungen man als positiv bezeichnen will, ist gleichgiltig.) Die beiden Gleichungen

$$\Sigma(i) = 0 \quad \ldots\ldots\ldots \quad (3)$$
$$\Sigma(wi) = \Sigma(e) \quad \ldots\ldots\ldots \quad (4)$$

bezeichnet man als die KIRCHHOFF'schen Sätze; das OHM'sche Gesetz ist ein Spezialfall des zweiten KIRCHHOFF'schen Satzes.

Stellt man an irgend einem Stromnetz für jeden Verzweigungspunkt nach (3) und für jeden geschlossenen Kreis nach (4) eine Gleichung auf, so erhält man, nach Beseitigung der identischen Gleichungen, jedesmal soviel Gleichungen wie Zweige zwischen Verzweigungspunkten vorhanden sind. Man kann also z. B., wenn die Widerstände aller Zweige gegeben sind, für alle Zweige die Intensitäten berechnen, und umgekehrt.

Ein besonders häufiger Fall ist der, daß ein Strom sich in zwei Punkten *a* und *b* (Fig. 44) auf zwei Bahnen verzweigt. In diesem Falle erhält man 3 Gleichungen (*E* sei die elektromotorische Kraft in *K*):

$$i - i_1 - i_2 = 0$$
$$w_1 i_1 - w_2 i_2 = 0$$
$$w i + w_1 i_1 = E.$$

Sind die Widerstände bekannt, so ergeben sich für die 3 Intensitäten die Werte:

$$i_1 = \frac{w_2 E}{\Sigma(ww)}, \qquad i_2 = \frac{w_1 E}{\Sigma(ww)}, \qquad i = \frac{(w_1 + w_2) E}{\Sigma(ww)},$$

worin

$$\Sigma(ww) = w w_1 + w w_2 + w_1 w_2.$$

Der Strom in einem der Parallelzweige 1 und 2 ist also um so schwächer, je kleiner der Widerstand in anderen, und wird schließlich Null. Die Schwächung des Stromes durch eine sehr gut leitende Nebenschließung wird als Abblendung bezeichnet. Soll der Strom im Zweige 2 dem Widerstande im Zweige 1 (w_1) proportional sein, so müssen die Widerstände w und w_2 so groß sein, daß w_1 dagegen als Summand vernachlässigt werden kann; in diesem Falle verschwinden in $\Sigma(ww)$ die Glieder ww_1 und $w_1 w_2$ gegen ww_2, und es wird $i_2 = w_1 E / w w_2$, also proportional w_1.

Nebenschließungen werden auch vielfach benutzt, um die Stromstärke in einem Leiter zu schwächen oder ausgiebig zu variieren. Die als Nebenschließung verwendeten variablen Widerstände (Rheostaten) bestehen aus Sätzen von Drahtrollen, welche durch Stöpsel eingeschaltet werden können. Eine kontinuierliche Veränderung des Nebenschließungswiderstandes gestattet das in Fig. 45 schematisierte Rheochord, welches zur Variierung des Stromzweiges in dem Nerven N dient: der Schieber c schaltet beliebige Längen eines Doppeldrahtes in die Nebenschließung acb ein; die Stöpsel 1, 2, etc. gestatten noch weitere Drahtwiderstände in Abteilungen einzuführen. Die Drähte sind nicht in Rollen gewickelt, um Selbstinduktion (s. unten) zu vermeiden. Auch Rheostatrollen wickelt man so, daß die Induktion unwirksam wird.

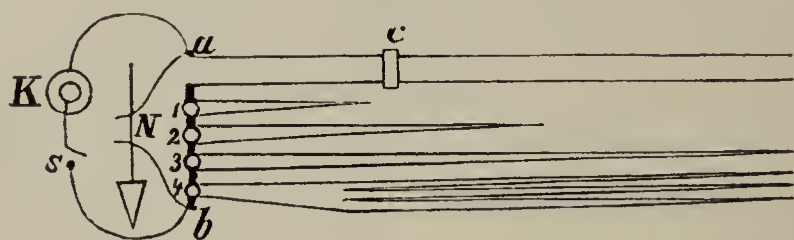


Fig 45.

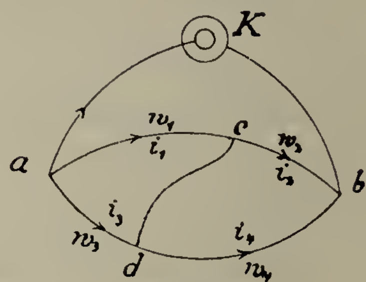


Fig 46.

112. In einem Stromnetz können einzelne Zweige auch ohne gutleitende Nebenschließung **stromlos** sein (vergl. **50**). In dem Schema Fig. 46 ist der Zweig cd stromlos, wenn zwischen dem Widerstande der anliegenden Zweige das Verhältnis besteht $w_1 : w_2 = w_3 : w_4$. Dies läßt sich leicht beweisen. Ist in cd $i = 0$, so ist nach dem 1. Kirchhoff'schen Satze $i_1 = i_2$ und $i_3 = i_4$; ferner nach dem 2. Satze $w_1 i_1 - w_3 i_3 = 0$ und $w_2 i_2 - w_4 i_4 = 0$; für die letztere Gleichung kann man schreiben $w_2 i_1 - w_4 i_3 = 0$; die Division der Gleichungen $w_1 i_1 = w_3 i_3$ und $w_2 i_1 = w_4 i_3$ ergibt $w_1/w_2 = w_3/w_4$.

Das Gleiche läßt sich noch besser graphisch übersehen. In Fig. 47 sei ap die Potentialdifferenz der Punkte a und b, ferner ab die Widerstandslänge des Zweiges acb und ab' die Widerstandslänge des Zweiges adb; dann ist pb das Potentialgefälle in acb, pb' dasjenige in adb. Soll nun die Leitung cd stromlos sein, so müssen offenbar die Punkte c und d gleiches Potential haben; sie müssen also so liegen, daß die in ihnen errichteten Lote die Linien pb und pb' in gleicher Höhe (c', d') schneiden. Dies trifft aber nur dann zu, wenn die Längen $ac : cb = ad : db'$, d. h. wenn die Widerstände $w_1 : w_2 = w_3 : w_4$ sich verhalten.

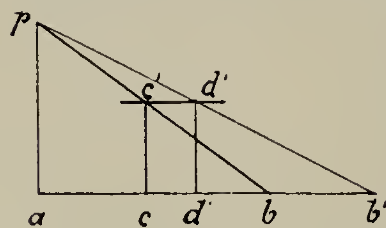


Fig. 47.

Hierauf beruht die Wheatstone'sche Methode zur Messung von Widerständen. ab (Fig. 48) sei ein gleichmäßig dicker Draht mit Längenteilung, G ein stromanzeigendes Instrument (Galvanometer), w ein bekannter Widerstand (Stöpsel-Rheostat), x der zu messende Widerstand. Verschiebt man nun die Kontaktstelle c am Drahte ab so lange, bis das Galvanometer sich auf Null einstellt, so verhält sich $x : w$ wie Widerstand von ac : Widerstand von bc, d. h. $x : w$ = Länge ac : Länge cb. Von den Widerständen der Verbindungsdrähte zu x und w ist hier abgesehen.

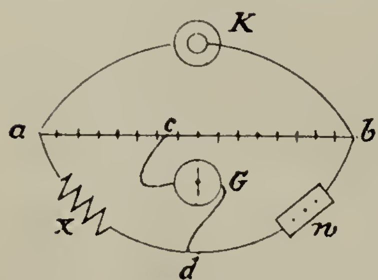


Fig. 48.

Der Gesamtwiderstand eines aus zwei parallel geschal-

teten Leitern w_1 und w_2 bestehenden Systems, wie *acb* und *adb* in Fig. 44, ergibt sich leicht: setzt man ihn $= x$, so ist

$$i = \frac{E}{w + x}; \qquad \text{nach } \mathbf{111} \text{ ist aber auch} \qquad i = \frac{(w_1 + w_2) E}{w w_1 + w w_2 + w_1 w_2}.$$

Setzt man beides gleich und löst für x, so erhält man

$$x = \frac{w_1 w_2}{w_1 + w_2} \qquad \text{oder} \qquad \frac{1}{x} = \frac{1}{w_1} + \frac{1}{w_2}.$$

Man kann also sagen, daß bei neben einander geschalteten Widerständen sich deren reziproke Werte summieren, welche man auch als Leitfähigkeiten bezeichnet, während bei Hintereinanderschaltung sich die Widerstände selbst summieren.

Ströme in körperlichen Leitern.

113. Bei der Durchströmung eines drahtartigen Leiters kann man annehmen, daß in allen Punkten eines Querschnittes gleiches Potential herrscht; die in Fig. 41 u. f. gezeichneten Potentiallinien bedeuten die Potentiale der Drahtquerschnitte. Die Elektrizität strömt stets (vgl. **108**) auf kürzestem Wege von Punkten oder Flächen höheren zu solchen niedrigeren Potentials und legt also immer Wege zurück, welche zu diesen Flächen senkrecht stehen; diese Bahnen heißen Strömungslinien und die Flächen gleichen Potentials Niveauflächen. In einem drahtartigen Leiter sind also annähernd die Querschnittsflächen Niveauflächen und die Strömungslinien sind der Axe parallel, wie der Längsschnitt Fig. 49 andeutet. (Niveauflächen punktiert, Strömungslinien ausgezogen).

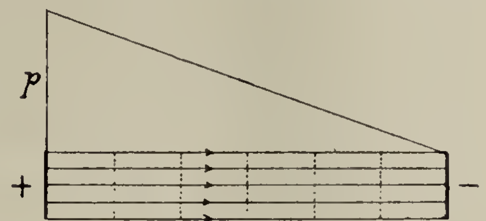


Fig. 49.

In anderen Fällen sind die Verhältnisse weniger einfach; jedoch lassen sich folgende Sätze aufstellen. 1) Die Niveauflächen stehen immer senkrecht zur Oberfläche des Leiters, woraus folgt, daß die Oberfläche selbst von Strömungslinien erfüllt ist. 2) Die Ein- und Ausströmungspunkte, resp. (bei schlechten Leitern) die zu- und abführenden metallischen Elektrodenflächen, sind als Niveauflächen zu betrachten; in erstere laufen also alle Strömungslinien zusammen, zu letzteren stehen sie senkrecht. Fig. 50 stellt einen solchen Fall dar.

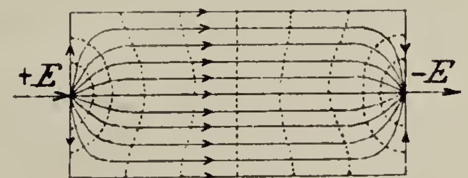


Fig. 50.

Ist v das Potential an dem durch die Koordinaten x, y, z bestimmten Punkte, so gilt für alle Fälle die Gleichung

$$\frac{d^2 v}{d x^2} + \frac{d^2 v}{d y^2} + \frac{d^2 v}{d z^2} = 0, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

woraus sich v durch Integration ergibt, wenn die Gestalt der Oberfläche und die Lage der Elektroden als Grenzbedingungen eingeführt werden. Besonders einfache Fälle sind folgende: 1) Der Leiter ist ein Zylinder, seine beiden Grundflächen Elektrodenflächen; Niveauflächen sind dann die Querschnittsebenen, die Strömungslinien der Axe parallel, wie in Fig. 49 dargestellt ist. Da es hier nur auf eine Dimension ankommt, geht die vorige Gleichung über in $d^2 v / d x^2 = 0$, deren Integral ist $v =$

$ax + b$, worin a und b Konstanten; d. h. das Potentialgefälle ist gradlinig, wie schon oben (**109**) angegeben ist. — 2) Der Leiter ist eine unendlich ausgedehnte Flüssigkeit, in welche zwei punktförmige Elektroden E und E' versenkt sind. Die Integration von (5) ergibt dann als Niveauflächen Kugelflächen, deren Durchschnitte mit einer durch die Elektrodenpunkte gelegten Ebene in Fig. 51 dargestellt sind. Die Strömungslinien sind sämtlich Kreisbögen, welche durch E und E' gehen. — 3) Die Fig. 51 gilt auch für einen ebenen unendlichen Leiter mit den Elektrodenpunkten E, E' (statt der kugligen Niveauflächen hat man hier kreisförmige Niveaulinien), ebenso für einen durch den Kreis $EaE'bE$ begrenzten ebenen Leiter mit den Elektroden E, E'.

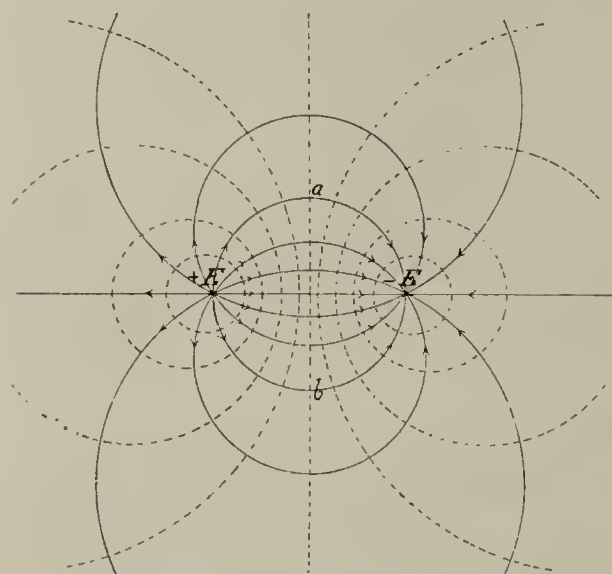


Fig. 51. (Dem E rechts ist ein ' hinzuzufügen.)

Wie in 48 geht auch hier durch jeden Gesamtquerschnitt der Bahn gleich viel Elektrizität in der Zeiteinheit; die Querschnitte sind aber hier die Niveauflächen. Folglich ist die Stromdichte (108) der Größe der Niveauflächen umgekehrt proportional, und in Fig. 49 überall dieselbe, in Fig. 50, 51 an den Elektroden am größten. Von Stromstärke kann man nur für einzelne Strömungslinien, oder einen Komplex benachbarter sprechen; sie ist in den kürzesten am größten.

Bei allen vorstehenden Betrachtungen ist vorausgesetzt, daß der durchströmte Leiter homogen ist, d. h. überall den gleichen spezifischen Widerstand hat. In anderen Fällen ist der Verlauf ein anderer. Die Strömungslinien verlaufen beim Uebergang von besser zu schlechter leitender Substanz geknickt, und zwar nach folgendem „Strombrechungsgesetz“: die Tangenten der Winkel zwischen Einfallslot und Strömungslinien verhalten sich umgekehrt wie die beiderseitigen spezifischen Widerstände, d. h. die Strömungslinien nähern sich im schlechter leitenden Medium dem Einfallslot.

XIV. Leitungswiderstände und Elektrolyse.

114. Der Leitungswiderstand w eines homogenen Körpers von gleichmäßigem Querschnitt (z. B. eines zylindrischen oder prismatischen Drahtes) ist ähnlich wie bei durchflossenen Röhren (**43**) proportional der Länge l, umgekehrt proportional dem Querschnitt q, und außerdem von der Substanz, d. h. deren spezifischem Widerstand φ abhängig, so daß

$$w = \frac{l\varphi}{q}.$$

Wärme vergrößert den spezifischen Widerstand bei metallischen Leitern, vermindert ihn dagegen bei den übrigen (Leiter zweiter Klasse, elektrolytische Leiter).

Die Widerstandsänderungen der Metalle durch die Wärme benutzt man zur Messung sehr kleiner Temperaturdifferenzen (bolometrische Methode), indem man die zu vergleichenden Temperaturen auf zwei äußerst feine Drähte wirken läßt, welche

in der Wheatstone'schen Kombination (**112**, Fig. 48) wie die Widerstände *x* und *w* einander gegenüber stehen. Ist für gleiche Temperatur beider Drähte das Galvanometer auf 0 gebracht, so bewirkt die geringste Temperaturdifferenz eine Ablenkung. Auf diese Weise können noch Differenzen von $^1/_{5000}{}^0$ beobachtet, und durch neue Abgleichung gemessen werden.

Setzt man (für 0^0) den spezifischen Widerstand des Quecksilbers = 1, so ist ungefähr der des Silbers $^1/_{62}$, des Kupfers $^1/_{48}$, des Platins $^1/_6$, der Gaskohle 43. Der Widerstand der elektrolytischen Leiter ist zehntausend- bis millionenmal so groß als der des Quecksilbers, und läßt sich für gewisse Fälle berechnen (s. unten).

115. Die elektrolytischen Leiter leiten die Elektrizität nur unter Zersetzung (Elektrolyse), und zwar entsteht durch dieselbe stets ein an der Anode sich abscheidendes Produkt, das Anion, und ein an der Kathode sich abscheidendes, das Kation; die Mengen beider sind stets einander äquivalent, und ebenso die in einer Reihe von Flüssigkeiten in demselben Stromkreise sich abscheidenden Ionenmengen. Da aber selbst die kleinste elektromotorische Kraft in einem solchen Leiter einen Strom, also Ionenabscheidung, bewirkt, so darf man nicht annehmen, daß der Strom die Zersetzung der Moleküle bewirkt (für welche eine bestimmte Energie erforderlich sein würde), sondern daß die Ionen schon ohne Durchströmung zum Teil von einander getrennt in der Lösung sich vorfinden und durch den Strom nur nach den Elektroden befördert werden. Diese Beförderung, so wird weiter angenommen, beruht darauf, daß jedes Anion mit einer bestimmten Menge negativer Elektrizität, jedes Kation mit einer solchen positiver Elektrizität verbunden ist, und die Leitung ausschließlich auf der Fortführung dieser Elektrizitätsmengen, samt den mit ihnen verbundenen Ionen, zu den entgegengesetzten Polen beruht.

Zu der Annahme, daß ein Teil der gelösten Moleküle in der Lösung in ihre Ionen gespalten, d. h. elektrolytisch dissoziiert ist, führte namentlich die in 28 angeführte Tatsache, daß der osmotische Druck einer Lösung größer ist, als der Zahl der gelösten Moleküle entspricht; in der Tat sind für jedes dissoziierte Molekül 2, oder mehr, Ionen-Moleküle in Rechnung zu ziehen.

Die Ionen sind teils 1-wertig, wie H, K, Na, Ag, OH, Cl, $C_2H_3O_2$ (Anion der Essigsäure), teils 2-wertig wie Ca, Ba, Cu, SO_4, CO_3 (Anion der Kohlensäure) oder 3- und mehrwertig. Da bei der Elektrolyse von $CuCl_2$, SO_4H_2 u. dgl. auf ein 2-wertiges Ion an der anderen Elektrode zwei 1-wertige Ionen sich abscheiden, so muß angenommen werden, daß die 2-wertigen Ionen doppelt so viel Elektrizität führen als die 1-wertigen; bezeichnet man die mit jedem 1-wertigen Ion-Molekül verbundene Elektrizitätsmenge als ein (positives oder negatives) Elektron $\bigcirc$, so kann man die Anionen darstellen durch $Cl\ominus$, $OH\ominus$, $SO_4\ominus_2$, $CO_3\ominus_2$, die Kationen durch $H\oplus$, $Na\oplus$, $Cu\oplus_2$ etc. Die Dissoziation einer 2-wertigen Verbindung wie SO_4K_2 kann also 3 Ionen liefern: SO_4, K, K.

Das Verhältnis der Zahl der dissoziierten zur Zahl aller in der Lösung

vorhandenen Moleküle wird als Dissoziationsgrad α bezeichnet (für $\alpha = 1$ würden alle Moleküle dissoziiert sein). α läßt sich u. a. aus dem osmotischen Druck berechnen. Zerfällt ein dissoziiertes Molekül in n Ionen-Moleküle (für NaCl wäre $n = 2$, für $CuSO_4$ ebenso, für Na_2SO_4 dagegen $n = 3$), so ist die Molekülzahl durch die Dissoziation vermehrt im Verhältnis von $1 : 1 + (n-1)\alpha$; in demselben Verhältnis vermehrt sich aber der osmotische Druck von P_0 (berechneter Druck ohne Dissoziation) auf P (wirklicher Druck). Aus $P_0 : P = 1 : 1 + (n-1)\alpha$ ergibt sich aber

$$\alpha = \frac{P - P_0}{(n-1)P_0}.$$

α ist um so größer, je verdünnter die Lösung, niemals aber erreicht es den Grenzwert 1. Die dissoziierende Kraft muß dem lösenden Wasser zugeschrieben werden.

Weit bequemer ist der Dissoziationsgrad aus dem spezifischen Widerstande oder dessen reziprokem Werte, dem spezifischen Leitvermögen, der Lösung zu bestimmen. Ist k das Leitvermögen einer Lösung, bezogen auf Quecksilber = 1, und c die Konzentration, ausgedrückt in Molen pr. Liter (vgl. **26**), so nennt man

$$\frac{k}{c} = \lambda$$

das spezifische molekulare Leitvermögen, und dieses zeigt sich dem Dissoziationsgrade proportional, so daß, wenn man es für den Grenzfall $\alpha = 1$ als λ_∞ bezeichnet,

$$\lambda = \alpha . \lambda_\infty$$

ist. Annähernd erhält man λ_∞ durch Bestimmung des Leitvermögens einer äußerst verdünnten Lösung, so daß man $\alpha = \lambda / \lambda_\infty$ aus dem wirklichen Leitvermögen der untersuchten Lösung bestimmen kann. Da der Dissoziationsgrad von der Verdünnung abhängt, begreift man, daß das Leitvermögen nicht beständig mit der Konzentration wächst, sondern ein Optimum der Konzentration besteht (für Schwefelsäure z. B. bei etwa 30 pCt.).

116. Außer dem Gehalte der Lösung an dissoziierten Ionen existiert noch ein wesentlicher Einfluß der Beweglichkeit der letzteren, da dieselben in der Flüssigkeit zu den Elektroden transportiert werden müssen: und da die an beiden Elektroden anlangenden Ionenmengen nicht von einander unabhängig sind, sondern äquivalent sein müssen, so kommt es auf die Summe der Beweglichkeiten beider Ionen an; bei ganz dissoziierten Ionen ist das molekulare Leitvermögen λ_∞ einfach gleich dieser Summe, d. h. wenn u die Beweglichkeit des Anion, v die des Kation, so ist $\lambda_\infty = u + v$ und $\lambda = \alpha(u + v)$.

Ueber die Größen u und v erhält man Aufschluß aus der auf der Anoden- und Kathodenseite eines Elektrolyten durch die Elektrolyse entstehenden Konzentrationsabnahme; dieselbe muß auf derjenigen Seite, zu welcher das beweglichere Ion geht, geringer sein, als auf der anderen, und das Verhältnis beider Seiten ergibt direkt das Verhältnis $u : v$. Die Verhältniszahlen für einige Ionen sind:

	Kationen			
	H	K	Na	NH_4
u ist proportional	289	60	41	59
	Anionen			
	OH	Cl	NO_3	$C_2H_3O_2$
v ist proportional	159	62	57	34

Zur Berechnung der absoluten Werte von λ sind die vorstehenden Zahlen mit 10^{-7} zu multiplizieren; sie gelten für 18° und nehmen pro Grad um etwa 2 % ihrer Größe zu, resp. ab. Das spez. molekulare Leitvermögen für eine ganz dissoziierte Verbindung ergibt sich nach der angeführten Formel durch einfache Addition, es ist also beispielsweise

	für NaCl	HCl	NaOH	$C_2H_3KO_2$	
$\lambda_\infty =$	103	351	200	75	$\times 10^{-7}$.

Der Dissoziationsgrad einer 0,6 prozent. Kochsalzlösung ergibt sich hiernach folgendermaßen: es ist hier die molekulare Konzentration $c = 0{,}1026$ (vergl. **25**), also

$$k = \alpha \cdot 0{,}1026 \cdot 103 \cdot 10^{-7} = \alpha \cdot 1057 \cdot 10^{-9}.$$

In Wirklichkeit ist das Leitvermögen dieser Lösung (bei 18°) $= 865 \cdot 10^{-9}$, also ist $\alpha = {}^{865}/_{1057} = 0{,}82$, d. h. 82 % der Moleküle sind zu Ionen dissoziiert. Ihr osmotischer Druck ist also das 1,82fache des in **26** berechneten, folglich 4,75 Atmosphären.

XV. Flüssigkeitsketten.

117. Berühren sich zwei Lösungen derselben Substanz, aber von verschiedener Konzentration, so werden unter dem Einfluß des osmotischen Druckes (**25**) sowohl die Kationen wie die Anionen von der konzentrierteren zu der verdünnteren überzugehen streben. Jedes Ion nimmt dabei eine bestimmte Elektrizitätsmenge (**115**) mit. Da nun die Geschwindigkeit der Ionen verschieden ist, so muß hierdurch sofort eine Potentialdifferenz entstehen; ist z. B. die gelöste Substanz NaCl, so beladet sich die verdünntere Lösung rascher mit dem Anion als mit dem Kation, wird also rascher mit negativer als mit positiver Elektrizität geladen, sie wird folglich negativ und die konzentriertere positiv. Diese Potentialdifferenz kann aber nicht unbegrenzt zunehmen, da sie dem weiteren Uebertritt des Anion entgegenwirkt, und die beiden Lösungen, wenn nicht eine Schließung zum Kreise eine Abscheidung an den Elektroden herbeiführt, freie Ionen überhaupt nicht in anderem als in äquivalentem Verhältnis enthalten können. Mit anderen Worten: es muß sich ein stationärer Zustand herstellen, in welchem eine ganz bestimmte Potentialdifferenz unterhalten wird und in der Zeiteinheit eine ganz bestimmte äquivalente Menge beider Ionen, d. h. eine bestimmte Menge der gelösten Substanz, zur verdünnteren Lösung übertritt; diese Menge ist die in **24** erwähnte Diffusionskonstante.

118. Sowohl die Potentialdifferenz dieser Konzentrationsketten wie die Diffusionskonstante läßt sich durch Rechnung finden, welche hier für 1-wertige Verbindungen angedeutet werden soll, unter der Voraussetzung, daß die Konzentration nur nach einer Richtung (x-Axe) verschieden sein soll, z. B. die Lösungen in einem engen Rohre sich befinden. Es sei c die (molekulare) Konzentration und P der osmotische Druck an der Stelle x: das osmotische Druckgefälle an dieser Stelle ist dann

$= dP/dx$, oder da $P = RTc$ (s. **26**, 4), $= RT\,dc/dx$. Die relative Geschwindigkeit des Kations ist also $-uRT\,dc/dx$, die des Anions $-vRT\,dc/dx$ (das negative Vorzeichen besagt, daß die Wanderung dem Konzentrationsgefälle entgegen erfolgt). Die durch die Wanderung erzeugte Potentialdifferenz sei dp/dx, dann ist die durch letztere hervorgebrachte Geschwindigkeit für das Kation $-cu\,dp/dx$ (negativ, weil das Kation nach dem negativem Potential wandert), für das Anion $+cv\,dp/dx$. Die wirkliche Geschwindigkeit ist die Summe der durch Druck und durch Elektrizität erzeugten, also

für das Kation $-u(RT\frac{dc}{dx} + c\frac{dp}{dx})$; für das Anion $-v(RT\frac{dc}{dx} - c\frac{dp}{dx})$. (6)

Da aber die wandernden Mengen beider gleich sein müssen, so muß sein

$$u(RT\frac{dc}{dx} + c\frac{dp}{dx}) = v(RT\frac{dc}{dx} - c\frac{dp}{dx}) \quad . \; . \; . \; . \quad (7)$$

oder

$$dp = -\frac{u-v}{u+v}\,RT\frac{dc}{c} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (8)$$

Die Integration dieser Gleichung ergibt als Potentialdifferenz zweier Stellen von den Konzentrationen c_1 und c_2

$$p_1 - p_2 = \frac{u-v}{u+v}\,RT \log \text{nat} \frac{c_2}{c_1}, \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (9)$$

Um diese Potentialdifferenz in Volt zu erhalten, muß man den Wert von R (**12**, **14**) in elektrischem Maß ausdrücken; es ist $R = 0{,}861 . 10^{-4}$ Volt; nimmt man als Temperatur 18° C., also $T = 291$, und beachtet, daß die natürlichen Logarithmen durch Multiplikation mit 0,4343 in gemeine übergehen, so ergibt sich in Volt:

$$p_1 - p_2 = \frac{u-v}{u+v} . 0{,}0577 \log \text{comm} \frac{c_2}{c_1} \quad . \; . \; . \; . \; . \quad (10)$$

Beispiele: 1) Spannung einer Normallösung von NaCl gegen eine $^1/_{10}$-Normallösung: hier ist der Logarithmus $= -1$, $u = 41$, $v = 62$, also verhält sich die konzentriertere Lösung gegen die verdünntere positiv mit einer Spannung von 0,01176 Volt (bei 18°). — 2) Bei zwei Lösungen von HCl von demselben Konzentrationsverhältnis verhält sich die konzentriertere negativ, Spannung 0,03731 Volt.

Um die Diffusionskonstante zu berechnen, beachte man, daß die übertretende Menge proportional sein muß der Summe der Uebertrittsgeschwindigkeit des Kation und des Anion, also nach (6) der Größe

$$(u+v)\,RT\frac{dc}{dx} + c\,(u-v)\,\frac{dp}{dx},$$

und da nach (8) $c\frac{dp}{dx} = -\frac{u-v}{u+v}\,RT\frac{dc}{dx}$, so ist die Größe α in **24** proportional dem Betrage

$$\frac{uv}{u+v}\,RT.$$

119. Sind in den beiden einander berührenden Lösungen nicht bloß die Konzentrationen, sondern auch die gelösten Substanzen verschieden, so hat man eine Flüssigkeitskette im weiteren Sinne. Auch für diese läßt sich nach gleichen Prinzipien die Potentialdifferenz berechnen.

Hier soll nur die Formel für zwei Lösungen je einer einzigen Verbindung angegeben werden, unter der Voraussetzung, daß beide Verbindungen gleiche Wertigkeit n besitzen. Die molekulare Konzentration sei in der ersten Lösung c_1, in der zweiten c_2, ferner seien u_1, u_2, v_1, v_2 die Geschwindigkeiten der betr. Kationen und Anionen. Dann ist die Potentialdifferenz in Volt

$$p_1 - p_2 = \frac{0{,}0577}{n} \cdot \log \text{comm}\, \xi, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (11)$$

worin ξ die Wurzel der transszendenten Gleichung

$$\frac{\xi u_2 c_2 - u_1 c_1}{v_2 c_2 - \xi v_1 c_1} = \frac{\log \frac{c_2}{c_1} - \log \xi}{\log \frac{c_2}{c_1} + \log \xi} \cdot \frac{\xi c_2 - c_1}{c_2 - \xi c_1} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (12)$$

Die letztere Gleichung ergibt für ξ stets nur Einen reellen und positiven Wert, welcher stets zwischen

$$\frac{u_1 c_1}{u_2 c_2} \quad \text{und} \quad \frac{v_2 c_2}{v_1 c_1}$$

liegt. Besonders einfache Fälle sind folgende:

1) Ist $u_1 c_1 + v_2 c_2 = u_2 c_2 + v_1 c_1$, so ist $\xi = 1$, $\log \xi$ also $= 0$, folglich die Potentialdifferenz $= 0$, die Kette stromlos.

2) Ist der Elektrolyt beiderseits derselbe, so liegt nur eine Konzentrationskette (**118**) vor. Es ist $u_1 = u_2 = u$, $v_1 = v_2 = v$, daher geht die linke Seite der Gleichung (12) über in

$$\frac{u}{v} \cdot \frac{\xi c_2 - c_1}{c_2 - \xi c_1},$$

also wird

$$\log \xi = \frac{v - u}{v + u} \cdot \log \frac{c_2}{c_1};$$

dies in (11) eingesetzt ergibt die schon angegebene Gleichung (9).

3) Ist die Konzentration beiderseits gleich, also $c_1 = c_2 = c$, also $\log \frac{c_2}{c_1} = 0$, so ergibt (12)

$$\xi u_2 - u_1 = v_2 - \xi v_1,$$

also wenn der hieraus sich ergebende Wert von ξ in (10) eingesetzt wird, in Volt:

$$p_1 - p_2 = \frac{0{,}0577}{n} \log \frac{u_1 + v_2}{u_2 + v_1}.$$

Dieser einfache Fall ist besonders geeignet, um zu zeigen, daß die Elektrolyte nicht dem Gesetze der Spannungsreihe folgen. Bei den Metallen ist bekanntlich die Potentialdifferenz an den Endgliedern einer Kombination von den Zwischengliedern vollständig unabhängig; sind z. B. 3 Glieder miteinander in Berührung, so ist $p_1 - p_2 + p_2 - p_3 = p_1 - p_3$ also genau wie bei direkter Berührung der Endglieder. Bei Elektrolyten ist es nicht so; nach Gleichung (13) ist hier (gleiche Konzentration vorausgesetzt)

$$p_1 - p_2 \quad \text{proportional} \quad \log \frac{u_1 + v_2}{u_2 + v_1},$$

$$p_2 - p_3 \quad \text{„} \quad \log \frac{u_2 + v_3}{u_3 + v_2},$$

also

$$p_1 - p_3 \quad \text{„} \quad \log \frac{(u_1 + v_2)(u_2 + v_3)}{(u_2 + v_1)(u_3 + v_2)}.$$

während bei direkter Berührung von 1 und 3

$$p_1 - p_3 \quad \text{proportional} \quad \log \frac{u_1 + v_3}{u_3 + v_1};$$

dieser Bruch ist aber von dem vorigen völlig verschieden. Eine in sich geschlossene Kette von drei Elektrolyten ist also nicht stromlos, außer in dem ganz besonderen Falle, daß die beiden Brüche einander gleich sind.

XVI. Elektrolytische Polarisation.

120. Wird ein Strom mittels zweier gleichartiger Elektroden (z. B. Platinplatten) durch einen Elektrolyten geleitet, so beladen sich die Elektroden mit Ionen, welche dieselben elektromotorisch wirksam machen; es entsteht hierdurch eine Kette, welche stets dem durchgeleiteten Strome entgegengesetzt wirkt. Bei der Elektrolyse von Schwefelsäure SO_4H_2 macht das Kation H_2 die Kathode positiv, analog einer Zinkplatte, das Anion SO_4 bildet mit H_2O neue SO_4H_2 und beladet die Anode mit dem frei werdenden O, macht sie also negativ, analog einer Kupferplatte. Die so entstehende Gegenspannung heißt Polarisation; sie schwächt den durchgeleiteten Strom und kann ihn, wenn seine Spannung gering ist, aufheben.

Nach der Oeffnung verschwindet die Polarisation meist schnell von selbst durch Diffusion resp. Entweichen der Ionen, auf deren Dasein sie beruht. Weit schneller verschwindet sie aber, wenn die Elektroden mit einander metallisch verbunden werden, durch den von der Polarisation herrührenden Strom (Depolarisationsstrom), welcher die Ionen neutralisieren muß.

In den galvanischen Elementen findet, wenn sie zum Kreise geschlossen werden, ebenfalls Polarisation statt, und zwar wesentlich durch die Wasserstoffabscheidung am elektronegativen Metall (Kupfer, Platin, Kohle), während das Zink auch hier nur aufgelöst wird. Man vermeidet diese Wasserstoffabscheidung, macht also das Element konstant, wenn man sie durch Kupferabscheidung ersetzt (Daniell'sches Element) oder den Wasserstoff durch ein Oxydationsmittel (Salpetersäure, Chromsäure) bei seiner Abscheidung zerstört.

Keine Polarisation findet statt, wenn die Ionen so beschaffen sind, daß sie die Elektrodenoberflächen unverändert lassen. Wird z. B. gesättigte Zinksulfatlösung mittels zweier reiner oder amalgamierter Zinkplatten durchströmt, so sind die Ionen Zn und SO_4; ersteres verdickt nur die Kathode, letzteres bildet mit dem Zink der Anode neues $ZnSO_4$, verdünnt sie also nur. Solche Kombinationen heissen unpolarisierbare Elektroden.

Das Gegenteil zu den unpolarisierbaren Kombinationen bilden solche, bei welchen die Ionen nach der Oeffnung des polarisierenden Stromes nicht entweichen können, sondern die Elektroden dauernd elektromotorisch wirksam machen, bis sie durch einen Depolarisationsstrom entladen werden. So verhalten sich die mit Bleioxyden bedeckten Bleiplatten des Akkumulators, welche in Schwefelsäure stehen; durch die Elektrolyse bei der Ladung wird (unter Beteiligung von Bleisalzen) das Oxyd an der Kathode zu Metall reduziert, an der Anode zu Superoxyd oxydiert.

121. Die elektromotorische Kraft der Polarisation steigt so lange an, bis

die Elekroden vollständig mit den betr. Ionen beladen sind, und bleibt von da ab auf ihrem Maximum, welches natürlich nur dann erreicht werden kann, wenn die einwirkende elektromotorische Kraft ebenso groß oder größer ist; bei der Wasserzersetzung beträgt die Polarisation ca. 1,6 Volt; eine kleinere Spannung (z. B. 1 Volt) kann daher keine sichtbare Wasserzersetzung bewirken, sondern nur unsichtbare Beladung mit den Ionen; die Gasentwicklung beginnt erst nach Erreichung des Polarisationsmaximums.

Unterhalb des Maximums findet die Polarisierung mit einer der Stromstärke proportionalen Geschwindigkeit statt, d. h. wenn p die Polarisation zur Zeit t, so ist für die Stromstärke i

$$i = c \cdot \frac{dp}{dt},$$

worin c eine Konstante. Diese Gleichung ist genau dieselbe, nach welcher ein Kondensator durch einen Strom geladen wird (**134**), und man kann daher die beiden Elektrodenflächen wie die Flächen eines Kondensators ansehen, dessen Kapazität c und dessen Potentialdifferenz p ist.

Auch die Grenzflächen heterogener Elektrolyte können sich bei der Durchströmung polarisieren, worauf indes hier nur hingewiesen werden kann.

XVII. Beobachtung elektrischer Ströme.

122. Der gebräuchlichste Nachweis eines Stromes ist der durch die Ablenkung eines Magneten aus seiner Einstellung im magnetischen Meridian; vom Nordpol des abgelenkten Magneten betrachtet kreist der Strom dem Uhrzeiger entgegengesetzt (invers). Da die ablenkende Kraft mit der Zahl der Stromwindungen wächst, so benutzt man für schwache Ströme ein Instrument mit zahlreichen Windungen (Multiplikator). Die Ablenkung wird beträchtlich verstärkt, wenn die magnetische Richtkraft der Erde ohne Schwächung des beweglichen Magneten bis fast Null vermindert wird; diese „Astatisierung" erreicht man entweder durch feste Verbindung des Magneten mit einem Gegenmagneten, welcher sich außerhalb der Drahtwindungen befindet (astatisches Nadelpaar) oder durch Kompensierung des Erdmagnetismus mittels eines in die Nähe des Instruments gebrachten Gegenmagneten (des sog. HAUY'schen Stabes); derselbe muß sich im magnetischen Meridian befinden und seinen Nordpol nach Norden kehren (da der magnetische Nordpol der Erde ein Südpol im physikalischen Sinne ist).

Eine zweite Art von Galvanometern hat umgekehrt eine drehbare Drahtspule, durch welche der Strom geleitet wird, zwischen den Polen eines Stahlmagneten (DEPREZ'sches Galvanometer); die Windungsebene geht in der Ruhelage durch die Magnetpole; die Ablenkungsrichtung ergibt sich aus der eben angegebenen Regel. Diese Instrumente haben den Vorteil, daß sie durch fremde Ströme, z. B. die von elektrischen Straßenbahnen herrührenden Erdströme, nicht beeinflußt werden.

Bei beiden Arten von Galvanometern werden sehr kleine Ablenkungen

sicht- und meßbar gemacht, wenn man mit dem beweglichen Teil einen Spiegel verbindet, und die bekannte Ablesung mit Fernrohr und Skala verwendet, oder das Bild eines leuchtenden Objektes auf eine Skala reflektieren läßt; die Spiegelbewegung kann auch photographisch registriert werden. Die Empfindlichkeit kann so weit getrieben werden, daß noch Ströme von 10^{-11} Ampère beobachtet werden können.

Die Einstellung der Galvanometer erfolgt unter Schwingungen um die Gleichgewichtslage (57), welche für viele Aufgaben lästig sind. Dieselben können nahezu oder ganz vermieden werden, wenn man (54) dem beweglichen Teil eine möglichst kleine und der Drehaxe möglichst nahe Masse gibt, und einen reibungsartig wirkenden Widerstand einführt, z. B. durch Windflügel. Besser führt man aber induktive Gegenkräfte ein (s. **130**), z. B. indem man den beweglichen Magneten mit einer Kupferhülse (Dämpfhülse) umgibt. Ist der Magnet leicht, astatisch und zugleich stark gedämpft, so kann die Einstellung nach 57 ganz ohne Schwingungen (aperiodisch) erfolgen. Beim Deprez-Galvanometer trägt das Kupfer der Spule selbst zur Dämpfung bei.

Auf Wechselströme reagiert das Galvanometer nicht. Sehr geeignet ist hier das Telephon, welches mit Wechselströmen einen Ton gibt, und auch zum Nachweis konstanter Ströme verwendbar ist, wenn man ein Unterbrechungsrad einschaltet. Um Widerstände von Elektrolyten zu messen, muß man die Polarisation durch Verwendung von Wechselströmen vermeiden, dann aber im Wheatstone'schen Brückenzweige (**112**) ein Telephon statt des Galvanometers verwenden; die Kompensationsstellung wird dann am Schweigen des Telephons erkannt.

123. Eine andere Art der Beobachtung von Strömen erfolgt durch das Kapillar-Elektrometer, d. h. durch ein in eine feine Kapillare auslaufendes, mit Quecksilber gefülltes Glasrohr AB (Fig. 52), dessen Kapillarende in ein Gefäß C mit Schwefelsäure eintaucht; die Säure muß auch die Kapillare bis zum Meniskus des Quecksilbers erfüllen. Der Strom wird der Säure (mittels einer am Boden des Gefäßes angebrachten Quecksilberschicht D) und dem Quecksilber des Rohres zugeleitet. Er bewirkt eine gleichsinnige Verschiebung des Quecksilbermeniskus, welche darauf beruht, daß die Polarisation die Kapillaritätskonstante und somit die Lage des Meniskus m verändert. Die Spannung des zugeleiteten Stromes darf nicht so hoch sein, daß sichtbare Gasabscheidung am Meniskus eintritt, welche die Leitung unterbrechen würde. Die Polarisation kompensiert die Spannung des Stromes, wenn dieselbe nicht über 1,6 Volt ist (vergl. **121**), vollständig, so daß für den Betrag der Ablenkung nicht die Stromstärke, sondern nur die Spannung maßgebend ist; der Widerstand des Kreises ist daher auf den Betrag der Ablenkung ohne Einfluß, dagegen ist die Geschwindigkeit der letzteren um so größer, je kleiner der Widerstand. Da das Instrument nur Spannungen und nicht Stromstärken mißt, muß es als Elektrometer und nicht als Galvanometer bezeichnet werden.

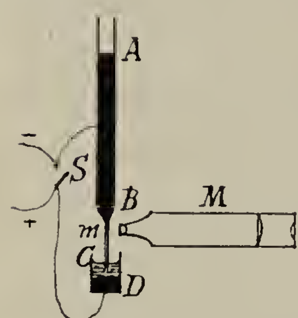


Fig 52.

Auf seine Ruhelage kann sich das Instrument nur einstellen, wenn es frei von Polarisation ist, was durch einen Depolarisationsstrom, also durch Kurzschluß mittels des Schlüssels S, jederzeit sofort erreicht werden kann.

Die meist kleinen Ablenkungen des Kapillar-Elektrometers sind in gewissen Grenzen den einwirkenden Spannungen proportional, und werden mikroskopisch (mit Okular-Mikrometer) abgelesen, oder an einem reellen vergrößerten (verkehrten) Projektionsbilde, welches mittels eines Objektivs entworfen wird; läßt man dieses Bild auf einen Spalt fallen, hinter welchem sich eine photographische Fläche vorbeibewegt, so kann man die Spannungsänderungen photographisch registrieren, da nur die Säure und nicht das Quecksilber Licht durchläßt.

Die Vorzüge des Kapillar-Elektrometers liegen, abgesehen von seiner Empfindlichkeit und Störungsfreiheit (vgl. **122**), in der Schnelligkeit seiner Reaktion, welche diejenige selbst sehr leichter Galvanometermagnete übertrifft, ferner in dem Umstande, daß es die Spannungen direkt angibt (vgl. unten). Sehr schnellen Spannungsveränderungen kann allerdings der Meniskus nicht unmittelbar folgen; jedoch läßt sich aus den gewonnenen Kurven die Kurve der einwirkenden Spannungen durch Rechnung oder Konstruktion ableiten.

XVIII. Messung von Potentialdifferenzen (Spannungen) und von Stromstärken.

124. In der Physiologie handelt es sich meist um so niedrige Spannungen und Stromstärken, daß die für technische Ströme bestimmten Voltmeter und Ampèremeter nicht verwendet werden können. Beides sind Galvanometer, die ersteren von so großem Widerstande, daß sie die Potentialdifferenz der beiden Punkte, an die sie angelegt werden, nicht merklich herabsetzen; die letzteren von so kleinem Widerstande (im Verhältnis zu dem des Stromkreises), daß sie, wenn man sie in einen Stromkreis aufnimmt, dessen Stromstärke nicht merklich vermindern; die ersteren sind nach Volt, die letzteren nach Ampère graduiert.

Um kleine Potentialdifferenzen zu messen, kompensiert man dieselben durch die Potentialdifferenz zweier Punkte eines Stromkreises von bekanntem Potentialgefälle (vgl. **109**). In Fig. 53 sei e ein Gegenstand (tierischer Teil, Thermosäule), in welchem eine elektromotorische Kraft e in der Richtung des Pfeiles wirkt, G ein Galvanometer, $aEba$ ein Stromkreis, welcher eine bekannte elektromotorische Kraft E und einen homogenen Draht ab enthält, an welchem der Ableitungspunkt c verschiebbar ist. Man bringt c in entgegengesetzte Richtung zu dem von E ausgehenden Stromzweig in aG, und verschiebt c so lange, bis G sich auf Null einstellt. Jetzt ist offenbar die elektromotorische Kraft e gleich und entgegengesetzt der Potentialdifferenz der Punkte a und c; letztere ist aber nach **109** $= wi$, wenn w der Widerstand des Drahtstückes ac und i die Strom-

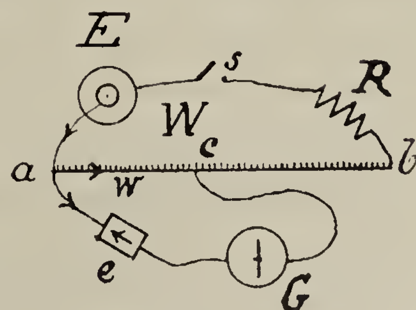


Fig. 53.

stärke des Kreises von E ist; ist W der gesamte Widerstand dieses Kreises, so ist $i = E/W$, also

$$e = wi = \frac{Ew}{W}.$$

(Diese Gleichung läßt sich auch aus den KIRCHHOFF'schen Sätzen (**111**) ableiten.) W muß für schwache e nicht zu klein sein, daher ist die Einschaltung eines Rheostaten R zweckmäßig. Ist der Widerstand R groß, so kommt auf den Widerstand des Elementes E nicht viel an; derselbe ist stets annähernd bekannt. Der gesamte Widerstand des Drahtes ab ist nach **112** leicht zu messen; der Widerstand w ergibt sich aus dem Längenverhältnis $ac : ab$.

Beispiel: Es sei $E = 2$ Volt, $R = 50$ Ohm, der Kettenwiderstand 0,1 Ohm, also zu vernachlässigen, der Widerstand $ab = 2{,}6$ Ohm; die Kompensation trete ein, wenn c beim Teilstrich 376 mm der 1 m langen Skala steht; dann ist

$$e = \frac{2 \,.\, 0{,}376 \,.\, 2{,}6}{50 + 2{,}6\ (+\ 0{,}1)} \text{ Volt} = 0{,}035 \text{ Volt}.$$

Man kann leicht den Widerstand R so einrichten, daß jeder Millimeter des Meßdrahtes einen runden Betrag ausmacht; im vorstehenden Beispiel müßte für 1 mm = 0,00001 Volt $R = 517{,}4$ Ohm sein, und für 1 mm = 0,0001 Volt $R = 49{,}4$ Ohm. Das Element E muß natürlich sehr konstant sein. Daß kleine Potentialdifferenzen direkt am Kapillar-Elektrometer gemessen werden können (wenn dasselbe mittels einer bekannten Spannung geeicht ist), ist schon in **120** gesagt.

125. Die Stromstärke wird in physiologischen Fällen meist nicht gemessen, sondern nach dem OHM'schen Gesetz mittels Spannungs- und Widerstandsmessung berechnet. Intensitätsänderungen in einem gegebenen Kreise können am Galvanometer beobachtet werden; die Ablenkungen im Bereich von Spiegelbeobachtungen sind stets den Stromintensitäten proportional. Ob die Aenderungen von Spannungs- oder Widerstandsänderungen herrühren, kann leicht entschieden werden, indem man das in **124** angegebene Kompensationsverfahren anwendet, d. h. das mit dem tierischen Teil verbundene Galvanometer auf Null bringt. Es muß dann auf Null bleiben, wenn das untersuchte Gebilde nur seinen Widerstand ändert.

126. Für die Beobachtung der elektromotorischen Wirkungen tierischer Teile darf man die metallischen Drahtenden der das Galvanometer enthaltenden Leitung nicht direkt an das feuchte Gewebe anlegen, weil dieselben mit dem feuchten Leiter ein galvanisches Element bilden würden; denn zwei Stücke von anscheinend gleichem Metall sind im Sinne der VOLTA'schen Spannungsreihe stets in unberechenbarer Weise ungleichartig und liefern eine Potentialdifferenz, welche oft weit größer ist als die zu untersuchende. Galvanisch gleichartig verhalten sich zwei amalgamierte Zinkstücke in gesättigter Zinksulfatlösung; man verbindet daher mit den Galvanometerenden je ein amalgamiertes Zinkstück, welches in solche Zinklösung taucht, und bringt das zu untersuchende Objekt zwischen beide Zinklösungen, geschützt durch eine das Gewebe nicht angreifende Zwischenlösung (0,6 proz. Kochsalzlösung).

Da diese Elektroden nach **120** zugleich unpolarisierbar sind, haben sie den großen Vorteil, daß der Strom, wenn seine Quelle konstant ist, das Galvanometer in beständiger Ablenkung hält, während letztere bei anderen Elektroden wegen Polarisation fortwährend abnehmen würde.

XIX. Galvanische Zeitmessung (Pouillet'sche Methode).

127. Für sehr kurzdauernde Ströme ist die Galvanometerablenkung der Stromdauer proportional. Hierauf läßt sich eine sehr genaue Methode zur Messung kleinster Zeiten gründen: man schließt einen Strom im Beginn der zu messenden Zeit und öffnet ihn am Ende derselben. Um aus der Ablenkung α die Zeit (z. B. eine Fallzeit bei sehr kleiner Fallhöhe) zu entnehmen, muß man die Ablenkung feststellen, welche bei einer kurzen Schließung von bekannter Dauer erfolgt. Man kann aber auch die gesuchte Zeit berechnen, wenn man kennt: die Ablenkung A, welche der Strom bei permanenter Schließung bewirkt, und die Schwingungsdauer ϑ des (ungedämpften) Magneten; es ist dann

$$t = \frac{\alpha \vartheta}{A \pi}.$$

Da der volle Strom eine viel zu große Ablenkung bewirken würde, muß man A berechnen, indem man die Ablenkung durch einen bekannten Bruchteil der verwendeten Spannung (mittels Abzweigung, vergl. **111**) beobachtet.

Andere Methoden zur Messung sehr kurzer Zeiten liefert das graphische Verfahren (S. 3) oder die Verwendung sehr schnellgehender Uhrwerke mit Arretiervorrichtung (Chronoskop von Hipp).

XX. Stromenergie und Stromwärme.

128. Wie die Arbeit strömenden Wassers gleich ist dem Produkt aus der in der Zeit durch den Querschnitt strömenden Menge und der Niveaudifferenz oder Fallhöhe (5), so ist nach **108** die Arbeit oder Energie eines Stromes das Produkt aus der Stromstärke und der Potentialdifferenz, welche sich durch den Strom abgleicht, also für den ganzen Kreis einer Kette von der elektromotorischen Kraft P gleich $P \cdot J$ oder (wenn W der Widerstand, also $P = WJ$) auch gleich WJ^2. Ebenso ist der auf einen Teil der Leitung kommende Energieteil, wenn w der Widerstand dieses Teiles und p die Potentialdifferenz an seinen beiden Enden $= pJ = wJ^2$ (nach **109**). Die Stromenergie wird hiernach durch das Produkt der Volt- und Ampèrezahl gemessen, also in Volt-Ampère oder Watt ausgedrückt. Diese Energiemengen treten, wenn keine andere Arbeit (z. B. chemische Zersetzung) geleistet wird, als Stromwärme (Erwärmung des Leiters) auf, und zwar ist die in Kalorien ausgedrückte Wärmemenge in der Zeiteinheit (Sekunde) $Q = \alpha PJ$, resp. αpJ, worin α das Wärmeäquivalent (5) eines Watt p. sek, d. h. 24.10^{-5}.

Die Erfahrung bestätigt, daß die Stromwärme dem Widerstand und dem Quadrate der Intensität proportional ist. Für variable Ströme ist das Produkt WJ^2 für jedes Zeitelement dt zu nehmen und zu summieren, d. h. die Stromenergie ist $= W\int J^2 dt$. — Da 0,00024 Kal. p. sek äquivalent sind 0,102 kg-m p. sek = $^1/_{736}$ Pferdekraft, so

kann 1 Pf.-Kr. höchstens 736 Watt, also z. B. bei 65 Volt höchstens einen Strom von 11.3 Amp. unterhalten.

XXI. Thermoelektrische Ströme.

129. Während in einem aus Metallen bestehenden geschlossenen Kreise alle in den Berührungsstellen vorhandenen elektromotorischen Kräfte sich kompensieren, so daß kein Strom kreist, ist dies nicht mehr der Fall, wenn die Berührungsstellen verschiedene Temperatur haben. Die so entstehenden Potentialdifferenzen sind relativ klein, können daher auch nur mit Galvanometern von geringem Widerstand (wenigen Windungen dicken Drahtes) gemessen werden. Sie sind ein gutes Mittel, um sehr kleine Temperaturdifferenzen zu messen, welchen bei einer gegebenen Kombination die Spannungen, also im Wesentlichen auch die Stromstärken, proportional sind.

Zur praktischen Ausführung solcher Vergleichungen verwendet man meist vielgliedrige Thermosäulen aus Wismut und Antimon nach dem Schema der Fig. 54; die zu vergleichenden Objekte, z. B. ein ruhender und ein kontrahierter Muskel, werden so an die Säule angelegt, daß der eine die Lötstellen a, b, c, der andere a', b', c' berührt; es entsteht dann ein 3 mal so kräftiger Thermostrom, als wenn nur die Lötstellen a und a' vorhanden wären. Um die Temperaturdifferenz aus der Stromstärke zu entnehmen, muß man eine gegebene Temperaturdifferenz zu Hilfe nehmen. Es lassen sich noch Differenzen von $^1/_{1000}{}^0$ beobachten. — Ein anderes Verfahren (Fig. 55) besteht in der Verwendung nadelartig zugeschärfter Lötstellen, welche in die zu vergleichenden Gewebe eingestochen werden können; Wismut und Antimon lassen sich nicht zu Nadeln verarbeiten; meist nimmt man Neusilber und Eisen. — Vgl. auch **114**.

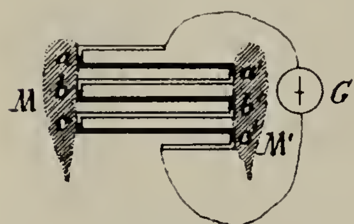


Fig 54.



Fig. 55.

XXII. Induktion.

130. Die Wirkungen eines Magneten lassen sich auf die Kraftlinien zurückführen, welche in seiner Umgebung den Raum in bestimmten Kurven durchziehen. Als positive Richtung derselben wird diejenige vom positiven zum negativen Magnetpol bezeichnet. Ein von magnetischen Kraftlinien durchzogener Raum heißt ein magnetisches Feld. Das Feld heißt homogen, wenn die Kraftlinien durch dasselbe parallel verlaufen. Die Stärke des magnetischen Feldes hängt von der Zahl der durch denselben Raumanteil gehenden Kraftlinien ab, also von der Dichte der letzteren.

Ein von einem Strom durchflossener geschlossener Leiter (Ring, Windung) ist ebenfalls von magnetischen Kraftlinien umgeben, welche sich so verhalten, als ob ein Magnet senkrecht zur Ringebene in dessen Axe steckte; eine im Leiter in der Stromrichtung schwimmende, gegen die Axe blickende Figur hat den Nordpol des axialen Magneten zu ihrer Linken. Oder, was dasselbe ist:

blickt man längs des Magneten in der Richtung vom Nord- zum Südpol, so kreist der Strom entgegengesetzt dem Uhrzeiger („invers“); bei entgegengesetzter Blickrichtung kreist er wie der Uhrzeiger („direkt“). Der Magnetismus eines Stromringes ist proportional der Stromstärke; durch Vermehrung der Ringe, z. B. in Gestalt einer aus vielen Windungen bestehenden Spirale, wird der Magnetismus verstärkt. Ist axial eine Eisenmasse angebracht, so bewirkt dies eine weitere, und zwar sehr bedeutende Verstärkung (Elektromagnet).

Induktion nennt man die Erzeugung einer elektromotorischen Kraft in einem Leiter durch Veränderung der auf ihn wirkenden magnetischen Kraftlinien. Diese Veränderung kann erfolgen: 1) durch Bewegung des Leiters im magnetischen Felde, wobei es gleichgültig ist, ob der Leiter oder das Feld der bewegte Teil ist, 2) durch Veränderung des magnetischen Feldes bei mechanischem Ruhezustande beider Teile. Die elektromotorische Kraft ist stets proportional der Geschwindigkeit der Veränderung, und ihre Richtung stets so, daß der durch die Kraft (bei geschlossenem Kreise) entstehende induzierte Strom für sich genommen die entgegengesetzte Bewegung, resp. die entgegengesetzte Veränderung des magnetischen Feldes hervorbringt.

Ein in der Nähe einer Kupfermasse sich bewegender Magnet induziert also in ersterer Ströme, welche die Bewegung ähnlich einer Reibung hemmen. Hierauf beruht die in **122** erwähnte Dämpfung.

Aus dem angeführten Grundprinzip lassen sich alle Einzelfälle der Induktion ableiten, am einfachsten, wenn man sich den Leiter als einen ringförmig geschlossenen Draht darstellt.

1) Induktion durch Bewegung. Ist die Ebene des Drahtringes senkrecht zu den Kraftlinien eines homogenen magnetischen Feldes, und wird derselbe parallel mit sich selbst verschoben, so erfolgt keine Induktion. In allen übrigen Fällen erfolgt Induktion; also a) wenn das Feld nicht homogen ist, b) auch in homogenem Felde, wenn die Bewegung so geschieht, daß die Zahl der durch den Ring gehenden Kraftlinien verändert wird, z. B. wenn der Ring um einen seiner Durchmesser rotiert. In allen Fällen ist der Strom für einen in der Richtung der Kraftlinien auf den Leiter Blickenden invers, wenn die Zahl der durchgehenden Kraftlinien zunimmt, direkt, wenn sie abnimmt.

Zu den Apparaten, welche auf diese Art Induktionsströme erzeugen, gehört die Saxton'sche Rotationsmaschine, die Dynamomaschine, und das Telephon, bei welchem durch die Schwingungen einer Eisenplatte im magnetischen Felde das letztere verändert wird, so daß in der nahen Drahtspule Induktionsströme entstehen.

2) Induktion durch Veränderung des Feldes. Hierher gehört der Fall, daß ein Leiter in der Nähe eines Magneten sich befindet, dessen Magnetismus zu- oder abnimmt, resp. entsteht oder verschwindet. Dieser letztere Fall ist der bei gewöhnlichen Induktionsapparaten vorliegende. Dieselben bestehen a) aus einer „primären“ Drahtspirale, durch welche ein Strom geleitet wird und welche also ein magnetisches Feld hervorbringt; meist gibt man dieser

Spule zur Verstärkung des letzteren einen Kern aus weichem Eisen*); b) aus einer „sekundären" Spirale, welche aus zahlreichen Windungen besteht, deren Ebene derjenigen der primären Windungen parallel ist. Aus dem Induktionsprinzip läßt sich leicht ableiten, daß bei der Schließung des primären Stromes in der sekundären Spirale ein dem primären entgegengesetzter Induktionsstrom entsteht, bei der Oeffnung ein dem primären gleichgerichteter. Beide Ströme dauern nur so lange, wie der primäre Strom in Veränderung begriffen ist, also nur sehr kurze Zeit.

131. Die induzierte elektromotorische Kraft ist, außer von der Geschwindigkeit und Größe der Veränderung, abhängig von der Gestalt und gegenseitigen Lage der beiden Leiter, zwischen welchen die Induktion stattfindet. Für zwei Elemente beider Leiter ist die gegenseitige Induktion umgekehrt proportional dem Quadrate ihres Abstandes, außerdem von dem Winkel, welchen sie mit einander bilden. Aus der gesamten räumlichen Beziehung geht eine Größe hervor, welche man als den Koëffizienten der gegenseitigen Induktion bezeichnet. Dieser Koëffizient, also auch die elektromotorische Kraft, wächst mit der Zahl der Windungen, ist dagegen unabhängig von deren Weite, Material und Widerstand; die Stromstärke ist dagegen natürlich von diesen Größen abhängig.

Zur bequemen Variierung des Abstandes beider Spiralen ist die sekundäre gewöhnlich auf einem mit Längenskala versehenen Schlitten verschiebbar (du Bois-Reymond's Apparat). Der gegenseitige Induktionskoëffizient ist aber durchaus nicht dem Quadrate der Abstände umgekehrt proportional, sondern die Beziehung ist, wie bemerkt, sehr verwickelt. Eine empirische Graduierung der Schlittenbahn nach Induktionsbeträgen kann mittels der Galvanometerablenkungen (**133**) erfolgen. — Meist ist der Induktionsapparat noch mit einem Wagner'schen Hammer versehen, welcher den primären Kreis selbsttätig abwechselnd öffnet und schließt: f (Fig. 56) ist ein nach oben federnder Hebel, welcher den eisernen Anker a trägt; letzterer schwebt über dem Elektromagneten m. Wird die obere Schraube s dem Hebel f bis zur Berührung genähert, so geht der Strom der Kette K durch f, s, die primäre Spirale S_1, von welcher nur Eine Windung gezeichnet ist, und durch m; hierdurch zieht m den Anker a herab und öffnet den Kreis bei s, so daß m unmagnetisch wird und der Kreis sich wieder schließt, u. s. f. S_2 ist die sekundäre Spirale, ebenfalls nur durch Eine Windung dargestellt.

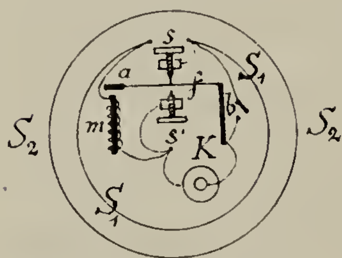


Fig. 56.

132. Vermöge der Allgemeinheit des Induktionsprinzips wirkt in einem durchströmten Leiter jedes Element durch seine Stromveränderung auf jedes andere Element ebenfalls induzierend, und zwar nach denselben Gesetzen. In einem gradlinigen Drahte ist diese Selbstinduktion aus begreiflichen Gründen nur unbedeutend, beträchtlich aber in einer dicht gewickelten Spirale und ganz besonders in einer solchen mit Eisenkern. Demnach hat jede Spirale

*) Dieser Kern ist nicht massiv, sondern besteht aus einem Bündel von Eisendrähten, weil sonst auch im Kern Ströme induziert werden, welche die Induktion in der sekundären Spirale schwächen.

und überhaupt jeder Leiter einen von den räumlichen Beziehungen abhängigen Koëffizienten der Selbstinduktion.

133. Erfolgt die Induktion durch Veränderung einer Stromstärke J, so ist die induzierte Kraft dem Differentialquotienten dJ/dt (Geschwindigkeit der Veränderung) proportional, welcher mit dem Induktionskoëffizienten p zu multiplizieren ist; diese Kraft wirkt der den Strom J erzeugenden Kraft E entgegen. In einem Kreise mit Selbstinduktion gilt also, wenn W dessen Widerstand ist, statt der einfachen Ohm'schen Gleichung $WJ = E$, die Gleichung

$$WJ = E - p\frac{dJ}{pt}.$$

Aus dieser Gleichung folgt durch Integration für die Stromschließung, d. h. wenn $J = 0$ für $t = 0$:

$$J = \frac{E}{W}\left(1 - e^{-\frac{W}{p}t}\right),$$

worin e die Basis der natürlichen Logarithmen. Der Strom steigt also mit abnehmender Steilheit an, und erreicht asymptotisch seinen vollen Wert $J = E/W$. Bei der Oeffnung kann die Selbstinduktion nur eine Spannung an den offnen Enden des Kreises hervorbringen, aber keinen Strom. Hat aber der Kreis zu beiden Seiten der Spirale eine Nebenschließung von großem Widerstande, z. B. durch den menschlichen Körper, so entladet sich die Oeffnungsspannung in diesen Kreis durch einen rasch vorübergehenden Strom, den sog. Extrastrom.

Ist ein sekundärer Kreis vorhanden, so entsteht in diesem eine Induktion, deren elektromotorische Kraft ebenfalls durch die Größe dJ/dt, jedoch multipliziert mit dem Koëffizienten der gegenseitigen Induktion q, bestimmt ist. Ist w der Widerstand und i die Stromstärke des sekundären Kreises, so entsteht also die Gleichung $wi = -q\,dJ/dt$. In diesem Falle wirkt aber der Strom i auch induzierend auf den primären Kreis, und ferner hat auch der sekundäre Kreis eine Selbstinduktion, deren Koëffizient r sein mag. Die vollständigen Gleichungen lauten also:

$$WJ + p\frac{dJ}{dt} + q\frac{di}{dt} = E$$

$$wi + q\frac{dJ}{dt} + r\frac{di}{dt} = 0.$$

Aus diesen beiden Gleichungen erhält man durch Integration ziemlich verwickelte Ausdrücke für die Stromstärken J und i, sowohl für die Schließung wie für die Oeffnung. Anstatt diese Ausdrücke hier anzugeben, wollen wir nur den aus ihnen hervorgehenden zeitlichen Verlauf der Ströme durch Kurven darstellen. In Fig. 57 ist die obere Kurve diejenige des primären Stromes, welcher zur Zeit a geschlossen, zur Zeit b geöffnet wird. In Folge der Induktion steigt der primäre Strom nicht sofort (wie ac) zur vollen Stärke J an, sondern in der asymptotischen Kurve ade; bei der Oeffnung fällt er plötzlich in der Linie fb. Die untere Kurve ist die des sekundären Stromes, auf gleiche Zeiten bezogen. Bei der Schließung entsteht ein Strom (nach unten, weil gegensinnig) von dem Verlaufe $a'd'e'$; bei der Oeffnung der Strom $b'f'g'$: dieser Oeffnungsinduktionsstrom ist höher und steiler als der Schließungsinduktions-

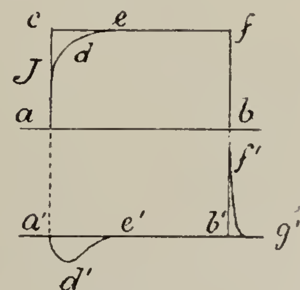


Fig. 57.

strom, weil der primäre Vorgang nicht durch Selbstinduktion verlangsamt ist. Der Flächeninhalt der Kurven $a'd'c'$ und $b'f'g'$ ist jedoch gleich, d. h. die gesamte im sekundären Kreise sich bewegende Elektrizitätsmenge ist bei Schließung und Oeffnung gleich groß, daher auch die Ablenkung des Galvanometers.

Soll die Schließungs- und die Oeffnungsinduktion annähernd gleichen Verlauf haben, so muß an die Stelle von Schließung und Oeffnung des primären Stromes Wegnahme und Herstellung einer gutleitenden Nebenschließung treten, so daß in beiden Vorgängen die Selbstinduktion bei geschlossenem primären Kreise stattfindet. Hierzu dient die Helmholtz'sche Modifikation des Wagner'schen Hammers, welche hergestellt wird, wenn man (Fig. 56) den Schlüßel b schließt, und dem Hebel f statt der oberen Schraube s die untere s' nähert. Der Strom von K geht dann durch m und S_1, wodurch m magnetisch wird und f bis zur Berührung von s' herabzieht; hierdurch entsteht ein Kurzschluß von K, m wird unmagnetisch, f geht wieder hinauf, u. s. f. (s wird ganz hinaufgeschraubt).

XXIII. Kapazität. Kondensatoren.

134. Ein isolierter Leiter wird durch die zugeführte Elektrizitätsmenge E auf ein Potential v geladen. Er hat aber nur ein bestimmtes Aufnahmevermögen für freie Elektrizität, die sog. Kapazität c, welche in erster Linie von der Oberflächengröße abhängt, da die Elektrizität stets nur an der Oberfläche ihren Sitz haben kann. Stets ist $E = cv$, oder $v = E/c$, d. h. das Potential ist bei gegebener Elektrizitätsmenge um so geringer, je größer die Kapazität.

Die angegebene Gleichung ist ganz analog dem Mariotti'schen Gesetz (**12**). Wenn ein Gasgewicht E in ein Gefäß von der Kapazität (dem Volum) c gebracht wird, so ist der entstehende Druck (welchem hier das Potential entspricht, vgl. **108**): $v = E/c$.

Bei einer Kugel ist die Kapazität proportional dem Radius. Stehen sich zwei leitende Flächen durch eine isolierende Substanz getrennt nahe gegenüber, so entsteht ein System von relativ sehr hoher Kapazität, ein sog. Kondensator (K, Fig. 58). Die Kapazität ist hier proportional der Oberflächengröße und umgekehrt proportional dem Abstand beider Flächen, ferner proportional einer der isolierenden Zwischensubstanz, dem sog. Dielektrikum (Luft, Glas, Harz) eigenen Größe: der Dielektrizitätskonstante, welche für das Vakuum und die Luft = 1 gesetzt wird, für Glas etwa 2,25 ist.

Wird eine Kette von der Potentialdifferenz p mit den beiden Metallflächen eines Kondensators verbunden, so ladet sich der letztere auf die Potentialdifferenz p, um so langsamer, je größer der Widerstand der Kettenleitung. Werden die beiden Belegungen des Kondensators leitend verbunden, so findet Entladung statt. Enthält aber der leitende Bogen eine Induktionsspirale, so kann die Entladung, statt in Form eines rasch abnehmenden Stromes, in Gestalt sehr rasch oszillierender Wechselströme stattfinden. Bei sehr stark geladenen Kondensatoren findet die Entladung durch Funken statt, und zwar wegen der Selbstinduktion, welche jeder Leiter in gewissem Grade hat, ebenfalls unter äußerst schnellen Oszillationen.

Ist w (Fig. 58) der Widerstand des Bogens apb, welcher den Kondensator K ladet, so ist offenbar das Potential v des letzteren in jedem Augenblick eine Gegenkraft zu p, also ist für den ladenden Strom nach dem OHM'schen Gesetz $wi = p - v$. Die in diesem Strom sich bewegende Elektrizitätsmenge ist aber diejenige, welche im Kondensator auf die Kondensatorplatten abströmt; die Elektrizitätsmenge E derselben wächst also nach dem Gesetze $dE/dt = i$, oder, da $E = cv$, nach der Gleichung $cdv/dt = i$; durch Elimination von i aus beiden Gleichungen erhält man

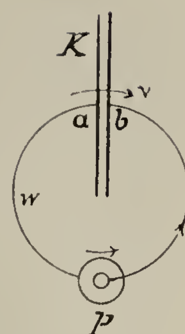


Fig. 58.

$$\frac{dv}{dt} + \frac{v}{cw} = \frac{p}{cw}, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

woraus durch Integration folgt, wenn $v = 0$ für $t = 0$:

$$v = p\,(1 - e^{-\frac{t}{cw}}) \quad \text{und} \quad i = \frac{p}{w}\,e^{-\frac{t}{cw}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

worin e die Basis der natürlichen Logarithmen. v wächst also, um so schneller, je kleiner c und w, von 0 auf p, so daß schließlich $E = cp$, und der Ladestrom i nimmt ab von p/w auf 0. Wird der geladene Kondensator durch den Widerstand w entladen, so ist für den Entladestrom in jedem Augenblick $wi = v$ und $i = -dE/dt = -c\,dv/dt$, also

$$\frac{dv}{dt} + \frac{v}{cw} = 0, \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

woraus folgt, wenn für $t = 0$ $v = p$ ist:

$$v = pe^{-\frac{t}{cw}} \quad \text{und} \quad i = \frac{p}{w}\,e^{-\frac{t}{cw}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4)$$

Enthält der ladende oder der entladende Bogen eine Spule vom Selbstinduktionskoëffizienten q, so ist für die Entladung nach **133** $wi = v - q\,di/dt$ und, da $i = -c\,dv/dt$, so ist

$$\frac{d^2v}{dt^2} + \frac{w}{q}\,\frac{dv}{dt} + \frac{v}{cq} = 0. \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

Diese Gleichung ergibt eine oszillierende Abnahme von v und einen oszillierenden Entladestrom, wenn $w^2c < 4\,q$. Die Frequenz dieser Oszillationen kann sich nach Millionen p. sek bemessen.

Die bei der Entladung im ganzen sich abgleichende Elektrizitätsmenge ε ist $\int_0^\infty i\,dt$, was unter Einsetzung des Wertes von i aus (4) ergibt: $\varepsilon = cp$, d. h. E, die im Kondensator aufgespeicherte Menge. Die Energie der Entladung ist dagegen (nach **128**)

$$w\int_0^\infty i^2 dt, \text{ d. h. } = \frac{1}{2}\,cp^2 = \frac{1}{2}\,pE.$$

135. Die erwähnten sehr frequenten Oszillationen, welche z. B. bei der Funkenentladung eines Kondensators (Leidener Flasche) auftreten, kann man benutzen, um Induktionsströme von mächtiger Spannung zu erhalten, indem man die Entladung durch die primäre Spule eines hochisolierten Induktoriums gehen läßt. Nach **133** sind die induzierten Kräfte proportional dJ/dt, wenn man von Selbstinduktion und Rückwirkung auf den primären Kreis absieht. Oszilliert nun der induzierende Strom nach dem Gesetze $J = i \sin 2\pi nt$, also $dJ/dt = 2\pi ni \cos 2\pi nt$, so hat die induzierte Spannung den Faktor n, der in unserem Falle nach Millionen zählt. Die so erzeugten sekundären Induktionen (sog. TESLA-Ströme) haben daher so hohe Spannung, daß sie durch meterlange Luftstrecken Büschelentladungen entsenden.

Chemische Vorbemerkungen.

Folgende Elemente setzen den menschlichen Körper zusammen: Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Jod, Fluor, Silizium: — Kalium, Natrium, Kalzium, Magnesium, Eisen, Mangan. Zuweilen finden sich auch Spuren von Lithium, Blei, Kupfer und Arsen.

Nur wenige dieser Elemente sind in freiem Zustande im Organismus vorhanden, nämlich:

1. *Sauerstoffgas* O_2 wird in den Körper aufgenommen und zu den Oxydationsprozessen des Organismus verwandt. Es findet sich in vielen Körperflüssigkeiten, teils einfach gelöst, teils in lockerer chemischer Bindung (**40**).

2. *Stickstoffgas* N_2 wird beständig aus der Atmosphäre aufgenommen und findet sich infolgedessen in den Körperflüssigkeiten gelöst. Ob im Stoffwechsel freier Stickstoff entsteht, ist zweifelhaft (s. Kap. IX).

3. *Wasserstoffgas* H_2 kommt im Darmkanal als Zersetzungsprodukt, wahrscheinlich von Buttersäuregärung herrührend, vor.

Chemische Verbindungen.

Von den im Organismus vorkommenden Verbindungen gehört die große Mehrzahl zu den organischen oder kohlenstoffhaltigen, und auf der Oxydierbarkeit derselben beruhen, wie in der Einleitung erwähnt ist, im wesentlichen die Arbeitsleistungen des Tieres. Die Endprodukte der tierischen Verbrennung sind zum Teil anorganische Substanzen, wie Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, zum Teil aber führt die Verbrennung nicht zu den äußersten möglichen Produkten, sondern die Stoffe verlassen den Organismus in noch organischen, wenn auch zum Teil sehr einfachen Atomgruppen, wie Oxalsäure, Harnstoff.

Von den zahlreichen aus den tierischen Geweben und Flüssigkeiten isolierten organischen Verbindungen sind diejenigen am besten bekannt, welche den Endprodukten am nächsten stehen: diese sind zum Teil krystallisierbar, was ihre Reingewinnung sehr erleichtert, großenteils synthetisch herstellbar und in ihrer Konstitution verständlich. Man erkennt leicht, daß die Oxydation mit einem Zerfall komplizierter Moleküle verbunden ist, und zu immer ein-

facheren Produkten, schließlich zu anorganischen, führt. Dagegen sind diejenigen Verbindungen, an welche die Lebensprozesse unmittelbar geknüpft sind, von so verwickelter Zusammensetzung, daß sie, selbst wenn ihre Reindarstellung gelingt, zu unübersehbar komplizierten Formeln führen, welche keine Vermutungen über die Konstitution zulassen. Mit der Kompliziertheit der Zusammensetzung wächst auch die Anzahl verwandter, isomerer oder doch nahezu gleich zusammengesetzter Glieder einer Gruppe, welche sich nur schwer von einander trennen und nur durch unsichere Kennzeichen unterscheiden lassen. Noch schlimmer ist es, daß viele dieser Substanzen so ungemein unbeständig sind, daß sie schon unter der Einwirkung der zu ihrer Isolierung disponiblen Methoden sich zersetzen, so daß gerade die wichtigsten Verbindungen der lebenden Gewebe vor der Hand noch jeder Darstellungsmethode spotten und gänzlich unbekannt sind.

So ist es auch keineswegs erwiesen oder wahrscheinlich, daß jeder Schritt in den chemischen Umsetzungen des Organismus in Oxydation besteht, wenn auch der Vergleich der aufgenommenen und der ausgeworfenen Stoffe diesen Prozeß als den vorherrschenden im Tiere kennzeichnet. Im Einzelnen kommen vielfach nichtoxydative Spaltungen, besonders solche mit Wasseraufnahme (gewöhnlich als „hydrolytische“ bezeichnet) vor, und andererseits ist erwiesen, daß sich grade die wesentlichsten Gewebsbestandteile aus Bestandteilen der Nahrung erst durch Synthesen aufbauen. Freilich sind die tierischen Synthesen, soweit bekannt, nur Aneinanderlegungen von Molekülen unter Wasseraustritt, während die Pflanze Synthesen komplizierter organischer Verbindungen aus Elementen oder anorganischen Verbindungen auszuführen vermag. Manche bezeichnen den chemischen Uebergang aus den Nahrungsstoffen zu den eigentlichen Gewebsbildnern als „Assimilation“ oder „progressive Metamorphose“, den Uebergang aus den Gewebsbildnern zu den Endprodukten des Stoffwechsels als „regressive Metamorphose“. Bei ersterer scheint die Synthese, bei letzterer die Spaltung und Oxydation zu überwiegen.

Die anorganischen Verbindungen, welche der Körper aufnimmt, durchlaufen den Organismus im wesentlichen ohne Wechsel ihrer Atomgruppierung. Die hauptsächlichste, das Wasser, dient als allgemeines Lösungsmittel im Körper, bildet der Masse nach den Hauptbestandteil sämtlicher Organe, mit Ausnahme der Knochen, und wird beständig in großen Mengen aufgenommen und ausgeschieden, ein kleiner Teil auch im Körper selbst gebildet (s. oben). Wahrscheinlich ist das Wasser auch dadurch von Bedeutung, daß es einen Teil der gelösten Stoffe zu Ionen dissoziiert (115), und dadurch deren Wirkungen vermittelt.

Anorganische Salze kommen ebenfalls in allen Körperteilen vor, aber (mit Ausnahme der Knochen, die großenteils aus Salzen bestehen) nur in geringer Menge; bei der Verbrennung von Körperteilen bleiben sie als „Asche“ zurück. Ihre Bedeutung im Organismus ist nur zum kleinen Teile aufgeklärt.

Großenteils scheinen sie nicht einfach gelöst zu sein, sondern mit organischen Körperbestandteilen noch unbekannte chemische Verbindungen zu bilden. Ein Teil der Aschenbestandteile, besonders Phosphate und Karbonate, Eisensalze, entsteht erst durch die Veraschung.

A. Anorganische Verbindungen.

1. Wasser H_2O, dessen Bedeutung schon vorstehend erwähnt ist, bildet den Hauptbestandteil sämtlicher Säfte und Gewebe (etwa 70, nach anderen 60 pCt. des ganzen Körpers; Näheres s. in der Tabelle S. 85).

2. Schwefelwasserstoff H_2S kommt gasförmig in kleinen Mengen im Darminhalt vor.

3. Anorganische Basen. Sie kommen größtenteils als neutrale oder basische Salze, zu einem Teile aber auch als Hydrate, im Körper vor.

1) *Natrium* Na, in Natriumsalzen allgemein verbreitet.

2) *Kalium* K, ebenso, jedoch in weit geringeren Mengen, am reichlichsten in den geformten Gebilden.

3) *Kalzium* Ca, in Salzen allgemein verbreitet, besonders aber in basischen Salzen wesentlicher Bestandteil der Knochen.

4) *Magnesium* Mg, ebenso, aber in weit geringeren Mengen.

5) *Ammoniak* NH_3 kommt nur spurweise, als Gas in der Exspirationsluft, in Salzen in Blut, Harn etc. vor.

6) *Eisen* Fe findet sich als Ferrioxyd (Fe_2O_3) und basische Ferrisalze spurweise in den Aschen fast aller Körperbestandteile, in größeren Mengen in der Blutasche, weil das Blut eine Fe-haltige organische Verbindung reichlich enthält.

4. Anorganische Säuren und deren Salze.

1) *Chlorwasserstoffsäure* ClH kommt frei im Magensaft vor. Ihre Salze (Chloride) sind im Körper sehr verbreitet, namentlich Chlornatrium ClNa, Chlorkalzium Cl_2Ca; beide leicht löslich.

2) *Fluorwasserstoffsäure* FlH kommt als Fluorkalzium Fl_2Ca (unlöslich) in den Knochen und Zähnen vor.

3) *Schwefelsäure* SO_4H_2 kommt in Salzen (neutrales schwefelsaures Natron SO_4Na_2, schwefelsaurer Kalk SO_4Ca), ferner in komplizierteren organischen Verbindungen, vielfach im Organismus vor.

Das saure Sekret einer Schneckenart (Dolium galea) enthält 2—4% freie Schwefelsäure. Das Natriumsulfat ist leicht löslich, das Kalziumsulfat schwer löslich in Wasser.

4) *Phosphorsäure* (gewöhnliche, 3 basische oder Ortho-Phosphorsäure) PO_4H_3 kommt in Salzen (neutrales und saures phosphorsaures Kali und Natron PO_4K_2H und PO_4KH_2, basisch phosphorsaurer Kalk $(PO_4)_2Ca_3$, basisch phosphorsaure Magnesia, phosphorsaure Ammoniakmagnesia PO_4MgNH_4) und ferner in komplizierteren Verbindungen (vgl. unten: Glyzerinphosphorsäure, Lezithin) vielfach im Körper vor.

Von den genannten Phosphaten sind die der Alkalien in Wasser leicht löslich, alle übrigen unlöslich, dagegen in Säuren leicht löslich.

5) *Kieselsäure* SiO_2 ist in einigen Geweben des Körpers, vielleicht nur als zufälliger Bestandteil durch Einatmen von Sandstaub, gefunden worden, und kommt als Ester (S. 90) in Federn vor.

6) *Kohlensäure*, sowohl als gasförmiges Anhydrid CO_2 wie in Karbonaten, welche sich von der frei nicht existierenden Säure $CO(OH)_2$ ableiten, im Körper überall verbreitet; außer den beiden Natriumkarbonaten (vgl. S. 25), welche leicht löslich sind und alkalisch reagieren, namentlich Kalzium- und Magnesiumkarbonat (CO_3Ca, Co_3Mg), beide unlöslich.

Die Karbonate werden durch Säuren unter Aufbrausen von CO_2 zersetzt. CO_3Ca ist in CO_2-haltigem Wasser etwas löslich, wahrscheinlich durch Bildung von $(CO_3H)_2Ca$, — Ueber N-haltige Kohlensäurederivate s. S. 95.

Die folgende Tabelle gibt eine ungefähre Uebersicht über den Wasser- und Aschengehalt einiger Körperbestandteile:

In 100 Teilen:	Wasser	Asche
Zahnschmelz	3—6	90.4
Zahnbein	12	64,6
Knochen, getrocknet	—	48—65
Fettgewebe	14	0,1
Knorpel	62	3,4
Muskel	72—75	3,1
Gehirn, weiße Substanz . . .	68	1,1
„ graue „ . . .	82	1,0
Blut	79	0,8
Milch	89	0,2
Galle	86—91	0,8
Harn	96	1,3
Transsudate	94—99	0,6—0,9

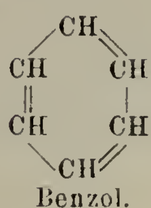
B. Stickstofffreie organische Verbindungen.

1. Kohlenwasserstoffe.

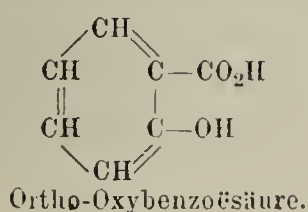
1) *Methan* (Grubengas) CH_4, die Stammsubstanz der sog. Fettreihe, bildet sich durch gewisse Gärungsprozesse im Inhalt des Digestionsapparates.

2) *Benzol* C_6H_6 (Konstitution s. unten), die Stammsubstanz der sogenannten aromatischen Verbindungen, kommt nicht frei im Organismus vor.

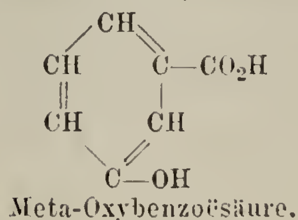
Die Gruppe C_6H_5, welche durch Substitution eines H-Atoms Verbindungen bildet, wird als Phenyl bezeichnet. Werden mehrere H-Atome vertreten, so sind durch die relative Stellung derselben in der Regel mehrere isomere Verbindungen möglich und nachweisbar. Beim Eintritt von zwei Atomgruppen in das Benzol sind z. B. drei solche Möglichkeiten vorhanden, welche man der Kürze halber durch die Vorsätze Ortho-Meta- und Para- bezeichnet; z. B. sind die drei Oxybenzoësäuren folgende:



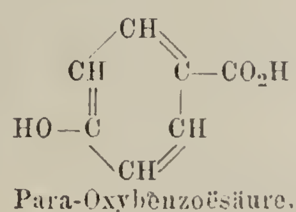
Benzol.



Ortho-Oxybenzoësäure.



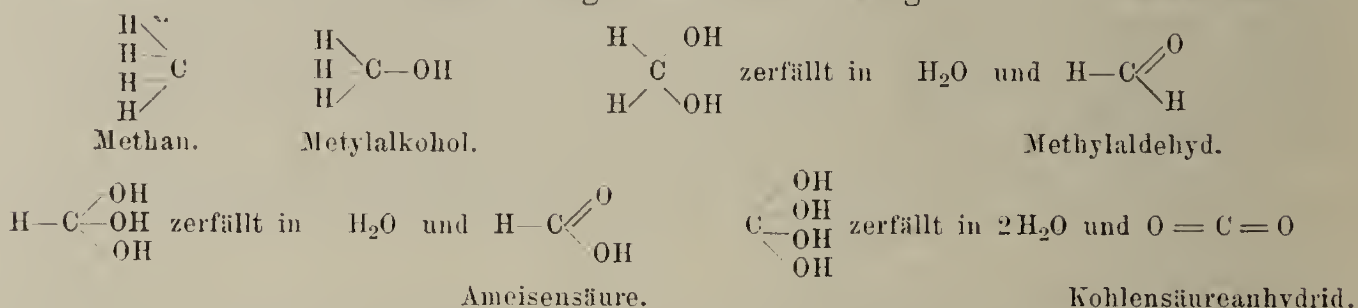
Meta-Oxybenzoësäure.



Para-Oxybenzoësäure.

2. Alkohole, Phenole, Aldehyde, Ketone.

Von den Kohlenwasserstoffen leiten sich durch Oxydation, d. h. durch Ersatz von H-Atomen durch OH (Hydroxyl) die Klassen der Alkohole, Aldehyde, Ketone und Fettsäuren ab. Treten 2 Hydroxyle an dasselbe C-Atom, so pflegt H_2O auszutreten und O sich mit beiden Valenzen an C zu legen. Diese Ableitungen sind für das Methan:



Die Gruppe — CH_2—OH ist für **Alkohole** charakteristisch, die Gruppe — $C\genfrac{}{}{0pt}{}{\nearrow O}{\searrow H}$ für **Aldehyde**, die Gruppe — CO.OH (Karboxyl) für **Säuren**. Die freien Valenzen dieser Gruppen sind in Verbindungen mit mehreren C-Atomen durch Gruppen wie CH_3, C_2H_5, sog. **Alkoholradikale** (R) gesättigt, wodurch „homologe Reihen" von Alkoholen, Aldehyden etc. entstehen. Wird in Alkoholen das O-Atom durch S ersetzt, so entstehen **Merkaptane**, welche wie das ihnen zu Grunde liegende H_2S einen widerlichen Geruch haben. Die OH-Substitutionsprodukte des Benzols werden **Phenole** genannt. Körper mit der Gruppe R—CO—R werden nach dem Azeton CH_3—CO—CH_3 als **Ketone** bezeichnet. Körper, welche die angegebenen charakteristischen Gruppen mehr als einmal enthalten, heißen **mehrwertig**.

Von Substanzen dieser Gruppen kommen im Körper vor:

1) *Cholesterin* $C_{26}H_{43}(OH)$, ein einwertiger Alkohol unbekannter Konstitution, sehr verbreitet, besonders in den Nervensubstanzen, der Galle und den Blutkörperchen.

Schmilzt bei 145°, in Wasser unlöslich, in Aether und heissem Alkohol löslich, krystallisiert aus letzterem in rombischen Tafeln, die sich mit Schwefelsäure und Jod blau färben. Linksdrehend, $\alpha_D = -31{,}6$ (vgl. **106**). Im Wollfett der Schafe kommt eine isomere Verbindung vor, das **Isocholesterin** (E. SCHULZE). Auch in pflanzlichen Gebilden finden sich Cholesterine (Phytosterin, Kaulosterin, Paracholesterin etc.).

2) *Glyzerin* $C_3H_5(OH)_3$, ein dreiwertiger Alkohol, kommt wahrscheinlich nur in Form von Esterarten im Körper vor (s. unten).

3) *Phenol* (syn. Karbolsäure, Oxybenzol) $C_6H_5(OH)$ und

4) *Brenzkatechin* (Ortho-Dioxybenzol) $C_6H_4(OH)_2$, sind ebenfalls fast nur in komplizierten Verbindungen, und zwar im Harn, vorhanden, ebenso

5) *Parakresol* (Para-Methyl-Oxybenzol) $CH_3.C_6H_4.OH$.

6) *Methylmerkaptan* $CH_3.SH$, gasförmig, entsteht bei der Eiweißfäulnis unter Luftabschluß und kommt in den Darmgasen vor.

7) *Azeton* $CH_3.CO.CH_3$, obstartig riechende Flüssigkeit (Siedep. 56°), kommt in kleinen Mengen im normalen Harn vor, in großen bei Diabetes.

8) *Zuckerarten*, mehrwertige Alkohol-Aldehyde, werden unten besonders besprochen.

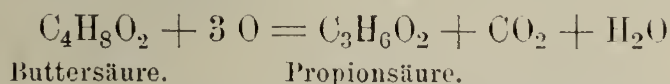
3. Säuren.

In der für diese charakteristischen Karboxylgruppe CO_2H (S. 86) ist H durch Metalle vertretbar. Säuren mit mehreren Karboxylgruppen heißen mehrbasisch. Durch Oxydation der C-Ketten der Säuren (Substitution von H durch OH, s. oben) entstehen mehrwertige Säuren, z. B. die Alkoholsäuren. Je nach dem C-Atom, an welchem die Substitution stattfindet, unterscheidet man die isomeren Körper dieser Art durch den Zusatz α, β etc., wobei α das dem Karboxyl nächste C-Atom bedeutet u. s. f.

1) Einbasische *Fettsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_2$. Die wichtigsten sind:

Ameisensäure	CH_2O_2	Laurinsäure	$C_{12}H_{24}O_2$
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	Myristinsäure	$C_{14}H_{28}O_2$
Propionsäure	$C_3H_6O_2$	Palmitinsäure	$C_{16}H_{32}O_2$
Buttersäure	$C_4H_8O_2$	Margarinsäure	$C_{17}H_{34}O_2$
Valeriansäure	$C_5H_{10}O_2$	Stearinsäure	$C_{18}H_{36}O_2$
Kapronsäure	$C_6H_{12}O_2$	Arachinsäure	$C_{20}H_{40}O_2$
Kaprylsäure	$C_8H_{16}O_2$	Zerotinsäure	$C_{26}H_{52}O_2$
Kaprinsäure	$C_{10}H_{20}O_2$	Melissinsäure	$C_{30}H_{60}O_2$

Diese Säuren bilden eine homologe Reihe; ihr Siedepunkt nimmt mit jedem eintretenden CH_2 um 19° zu; die C-ärmeren sind flüssig und flüchtig, die C-reicheren fest und nicht flüchtig. Aus den letzteren entstehen die ersteren, indem CH_2 durch Oxydation (Bildung von CO_2 und H_2O) herausgenommen wird, z. B.



$$C_4H_8O_2 + 3\,O = C_3H_6O_2 + CO_2 + H_2O$$

Buttersäure. Propionsäure.

Freie flüchtige Fettsäuren findet man häufig bei der Analyse von Körperbestandteilen; indes ist ihr Vorkommen während des Lebens nicht festgestellt; die festen Fettsäuren kommen krystallisiert zuweilen in früher fetthaltig gewesenem Zellinhalte vor. Die Alkalisalze der Fettsäuren heißen Seifen, und sind in Wasser löslich, werden aber durch viel Wasser teilweise zersetzt.

2) *Ungesättigte einbasische Fettsäuren* von der Formel $C_nH_{2n-2}O_2$, auch Oelsäuren genannt.

Diese Säuren entsprechen genau den Fettsäuren, in welchen jedoch 2 C-Atome doppelt verbunden sind. Einige Glieder dieser Reihe sind:

Akrylsäure	$C_3H_4O_2$	$CH_2{=}CH-CO_2H$
Krotonsäure	$C_4H_6O_2$	
Angelikasäure	$C_5H_8O_2$	
Oelsäure	$C_{18}H_{34}O_2$	

Nur die Oelsäure (Oleinsäure) kommt im Körper als Glyzerid (Olein) vor.

3) *Mehrwertige einbasische Säuren.*

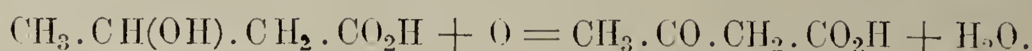
Hier handelt es sich hauptsächlich um zweiwertige Alkoholsäuren, d. h. Fettsäuren, in deren Alkoholradikal einmal H durch OH vertreten ist, also allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_3$. Die wichtigsten sind:

Oxyessigsäure (Glykolsäure)	$C_2H_4O_3$
Oxypropionsäuren (Milchsäuren)	$C_3H_6O_3$
Oxybuttersäuren	$C_4H_8O_3$
Oxyvaleriansäuren	$C_5H_{10}O_3$
Oxykapronsäuren (Leuzinsäuren)	$C_6H_{12}O_3$

Von diesen enthalten mehrere ein asymmetrisch verbundenes C-Atom (**107**), und sind daher optisch aktiv.

Von den beiden Oxypropionsäuren ist die α-Säure oder Aethylidenmilchsäure als rechtsdrehende Säure ($\alpha_D = +3{,}5$) im Muskel enthalten und heißt daher Fleischmilchsäure oder Paramilchsäure. Die bei der sauren Gärung des Zuckers entstehende Gärungsmilchsäure hat dieselbe Konstitution, ist aber optisch inaktiv, weil sie aus gleichen Mengen rechts- und linksdrehender Säure besteht. Durch Gärung ihres Ammoniaksalzes mit einem Schimmelpilz (Penicillium glaucum) wird der linksdrehende Anteil zerstört und es entsteht Paramilchsäure. — Die β-Oxypropionsäure (Aethylenmilchsäure), nicht drehend, weil sie kein asymmetrisches C-Atom enthält, kommt neben der letzteren spurweise im Fleische vor.

Die β-Oxybuttersäure kommt linksdrehend im diabetischen Harn vor, und oxydiert sich zu einer Azetonsäure: Azetessigsäure, welche leicht in Azeton und Kohlensäure zerfällt:



$$CH_3.CH(OH).CH_2.CO_2H + O = CH_3.CO.CH_2.CO_2H + H_2O.$$

β-Oxybuttersäure. Azetessigsäure.



$$C_4H_6O_3 = CH_3.CO.CH_3 + CO_2.$$

Azetessigsäure. Azeton.

Die Glykolsäure und die Leuzinsäuren sind nur von Interesse, weil sie durch salpetrige Säure aus den entsprechenden Aminosäuren (Glykokoll, Leuzin) entstehen.

4) *Zwei- und mehrbasische Säuren.*

Geht die Oxydation in der C-Kette (unter Wasseraustritt) bis zur Bildung von Karboxylgruppen, so entstehen zwei- und mehrbasische Säuren; namentlich sind zu erwähnen:

Oxalsäure	$C_2H_2O_4$	HO_2C-CO_2H
Malonsäure	$C_3H_4O_4$	$HO_2C-CH_2-CO_2H$
Bernsteinsäure	$C_4H_6O_4$	$HO_2C-CH_2-CH_2-CO_2H$
Glutarsäure	$C_5H_8O_4$	$HO_2C-CH_2-CH_2-CH_2-CO_2H$

Von der Malonsäure leiten sich ab:

Tartronsäure	$C_3H_4O_5$	$HO_2C-CH(OH)-CO_2H$
Mesoxalsäure	$C_3H_2O_5$	$HO_2C-CO-CO_2H$

von der Bernsteinsäure die

Weinsäure	$C_4H_6O_6$	$HO_2C-CH(OH)-CH(OH)-CO_2H$

Endlich ist von 3-basischen Säuren zu erwähnen die

Zitronensäure	$C_6H_8O_7$	$HO_2C-CH_2-C(OH)(CO_2H)-CH_2-CO_2H$

Von diesen Säuren kommt vor: Oxalsäure, vielleicht auch Bern-

steinsäure, im Harn, Zitronensäure in der Milch; die übrigen sind nur wegen ihrer Beziehungen zu anderen Bestandteilen, namentlich Harnsäure, angeführt.

5) *Aromatische Säuren.*

Von solchen sind anzuführen:

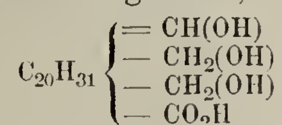
Phenylkarbonsäure (Benzoësäure)	$C_7H_6O_2$	$C_6H_5-CO_2H$	Schmelzp. 121°
Phenylessigsäure	$C_8H_8O_2$	$C_6H_5-CH_2-CO_2H$	„ 76,5°
Phenylpropionsäure	$C_9H_{10}O_2$	$C_6H_5-CH_2-CH_2-CO_2H$	„ 47—48°
Paraoxyphenylessigsäure (= Parakresolkarbonsäure, s. S. 86)	$C_8H_8O_3$	$C_6H_4 \langle {}^{OH}_{p\ CH_2-CO_2H}$	„ 148°
Paraoxyphenylpropionsäure	$C_9H_{10}O_3$	$C_6H_4 \langle {}^{OH}_{p\ CH_2-CH_2-CO_2H}$	„ 123°

Benzoësäure ist wegen ihrer Beziehung zu Hippursäure angeführt. Paraoxyphenylessigsäure und -Propionsäure entstehen aus Eiweiß bei der Darmfäulnis und gehen in den Harn über; vgl. auch Tyrosin.

7) *Cholalsäuren*, eigentümliche Säuren von unbekannter Konstitution, welche in der Galle und im Darminhalt aller Tiere, meist in gepaarten Verbindungen (vgl. unten bei Glykokoll und Taurin), vorkommen. Die hauptsächlichsten sind:

Cholalsäure	$C_{24}H_{40}O_5$	
Anhydrid derselben:		Dyslysin $C_{25}H_{36}O_3$
Choleinsäure	$C_{25}H_{42}O_4$	
Hyocholalsäure	$C_{25}H_{40}O_4$	(in der Schweinegalle)
Chenocholalsäure	$C_{27}H_{44}O_4$	(in der Gänsegalle)
Guanogallensäure	?	(im Guano)
Lithofellinsäure	$C_{20}H_{36}O_4$	(in Darmkonkrementen, sog. Bezoaren).

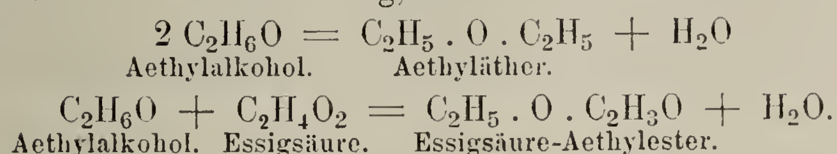
Die Cholalsäuren sind in Wasser unlöslich, in Alkohol löslich, bilden leicht lösliche, seifenähnliche Alkalisalze und zeigen eine gemeinsame charakteristische (die PETTENKOFER'sche) Reaktion: mit Zucker und konzentrierter Schwefelsäure oder Phosphorsäure auf 60° erwärmt, geben sie (durch das dabei entstehende Furfurol $C_5H_4O_2$, daher auch auf bloßen Furfurolzusatz) eine purpurviolette Färbung. Sie drehen die Polarisationsebene nach rechts, für wasserfreie Cholalsäure $\alpha_D = + 33{,}9$. Die Konstitution der Cholalsäure ist teilweise aufgeklärt, nämlich



$$C_{20}H_{31} \begin{cases} = CH(OH) \\ - CH_2(OH) \\ - CH_2(OH) \\ - CO_2H \end{cases}$$

4. Aether und Ester.

Die Aether entstehen durch Vereinigung zweier oder mehrerer Alkoholmoleküle, ebenso Ester durch Vereinigung von Alkoholen mit Säuren, beides unter Austritt von Wasser, ähnlich wie bei der Salzbildung, z. B.



$$\underset{\text{Aethylalkohol.}}{2\,C_2H_6O} = \underset{\text{Aethyläther.}}{C_2H_5\,.\,O\,.\,C_2H_5} + H_2O$$

$$\underset{\text{Aethylalkohol.}}{C_2H_6O} + \underset{\text{Essigsäure.}}{C_2H_4O_2} = \underset{\text{Essigsäure-Aethylester.}}{C_2H_5\,.\,O\,.\,C_2H_3O} + H_2O.$$

Charakteristisch für diese Körper ist das die beiden Moleküle verbindende O-Atom.

Durch Wassereintritt gehen die Aether wieder in die betr. Alkohole, die Ester in Alkohol und Säure über. Diese hydrolytischen Spaltungen werden zuweilen schon durch bloße Berührung mit Wasser, in anderen Fällen durch Erhitzung mit Wasser (zuweilen erst über 100°, „Ueberhitzen" im zugeschmolzenen Rohre) oder durch Kochen mit Wasser und Alkalien oder Mineralsäuren, endlich schon bei mäßiger Temperatur durch gewisse („hydrolytische") Enzyme (S. 109) bewirkt. Mehrbasische Säuren bilden saure Ester, wenn sie nur an einem ihre Karboxyle sich esterartig verbinden (Beispiele die Glyzerinphosphorsäure, Aethylschwefelsäure, s. unten).

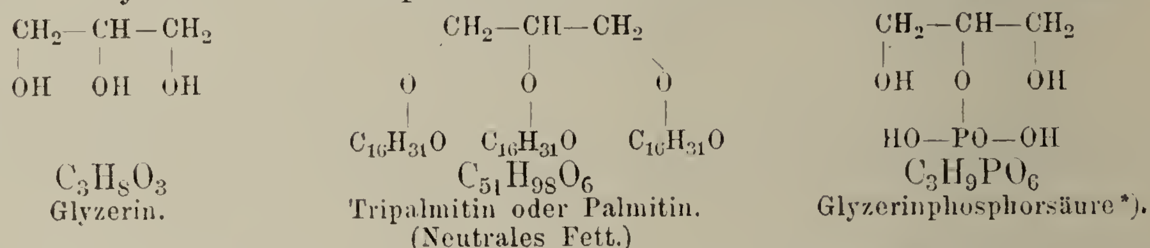
Als ätherartige Verbindungen sind die unten bei den Kohlehydraten zu erörternden Di- und Polysaccharide aufzufassen. Von Estern kommen im Körper vor:

1) *Glyzerinester* (Glyzeride).

a. Die *neutralen Fette* (Schema s. unten) sind dreifache Ester des dreiatomigen Alkohols Glyzerin mit den Fettsäuren und der Oelsäure. Tierische Fette sind: Olein, Stearin, Margarin, Palmitin; außerdem in der Milch (Butterfette): Myristin, Kaprinin, Kaprylin, Kapronin, Butyrin.

Von den neutralen Fetten sind die C-ärmeren und das Olein bei gewöhnlicher Temperatur flüssig (ölig), die übrigen schmelzbar; in Wasser unlöslich, in Aether und heißem Alkohol leicht löslich; flüssig machen sie Papier durchscheinend (Fettflecken); durch Kolloidsubstanzen (23) lassen sie sich in Wasser in feinen Tropfen verteilen, wobei die Flüssigkeit weiß und undurchsichtig wird (Emulsion). Durch hydrolytische Spaltung (s. oben) zerfallen sie in Glyzerin und freie Fettsäure, welch letztere, wenn sie zu den flüchtigen gehört, den „ranzigen" Geruch bewirkt. Mit Alkalien bilden sie Glyzerin und Seifen (S. 87).

b. Den neutralen Fetten schließt sich noch ein anderer, aber saurer Glyzerinester an, die Glyzerinphosphorsäure $C_3H_9PO_6$, d. h. eine Vereinigung von Glyzerin mit Phosphorsäure unter Austritt von 1 Mol. H_2O.



Die Glyzerinphosphorsäure ist ein Zersetzungsprodukt des Lezithins (s. unten).

2) Im *Walrat* (aus den Schädelhöhlen einiger Wale) kommen einatomige Ester der Fettsäuren mit dem Zetylalkohol (Aethal) $C_{16}H_{33}.OH$ vor, namentlich *Palmitinsäure-Zetylester* $C_{16}H_{33}.O.C_{16}H_{31}O$.

3) *Cholesterinester* mit Fettsäuren und aromatischen Säuren sind im Blute und in Geweben mehrfach gefunden. Ein Kieselsäureester eines dem Cholesterin nahestehenden Alkohols kommt in den Federn vor.

Als Beispiele von Schwefelsäureestern sind anzuführen:

4) *Aethylschwefelsäure* $C_2H_5.O.SO_2.OH$.

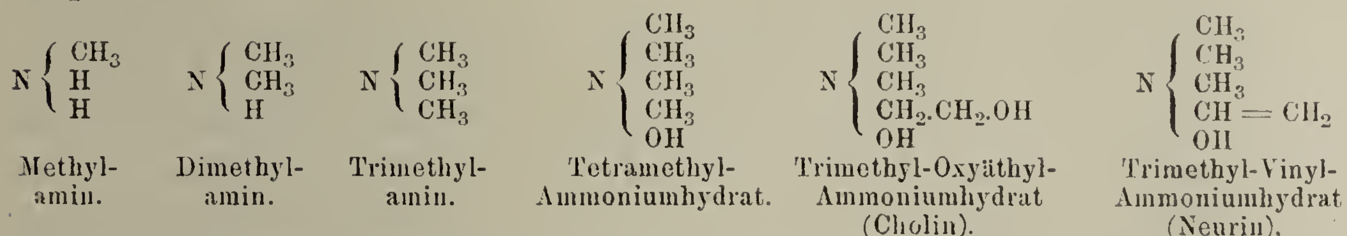
5) *Phenylschwefelsäure* $C_6H_5.O.SO_2.OH$, im Harne vorkommend.

---

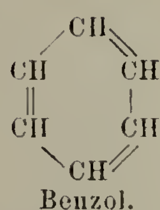
*) Die Verbindung mit der Phosphorsäure könnte auch an einem End-C des Glyzerins sein; welche der beiden Bindungen in der gewöhnlichen Glyzerinphosphorsäure stattfindet, ist unentschieden.

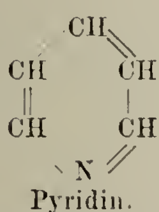
C. Stickstoffhaltige organische Verbindungen.

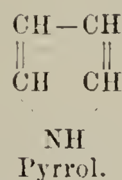
Dieselben leiten sich sämtlich vom Ammoniak NH_3 oder von dem nicht als solches existierenden Ammoniumhydrat $NH_4.OH$ ab, in welch letzterem der Stickstoff mit 5 Valenzen auftritt, und von welchem zunächst die Ammoniaksalze, wie NH_4Cl, $NH_4.O.NO_2$ abzuleiten sind. — Werden H-Atome im Ammoniak NH_3 oder im Ammonium NH_4 durch Kohlenwasserstoff- oder Alkoholgruppen ersetzt, so entstehen basische Körper, wie

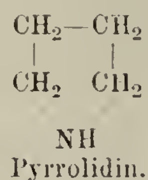

Methyl-amin. Dimethyl-amin. Trimethyl-amin. Tetramethyl-Ammoniumhydrat. Trimethyl-Oxyäthyl-Ammoniumhydrat (Cholin). Trimethyl-Vinyl-Ammoniumhydrat (Neurin),

Auch aromatische Gruppen können in NH_3 etc. eintreten (so im Phenylamin oder Anilin $C_6H_5.NH_2$). Ferner kann eine Gruppe sich mit mehreren NH_2-Gruppen verketten (z. B. Aethylendiamin $NH_2.CH_2.CH_2.NH_2$). Endlich kann das NH_3 sich an der Bildung ringförmig geschlossener, dem Benzol vergleichbarer Komplexe beteiligen, wie im Pyridin C_5H_5N, im Pyrrol C_4H_5N und in dessen gesättigtem Reduktionsprodukt Pyrrolidin C_4H_9N.


Benzol.


Pyridin.


Pyrrol.


Pyrrolidin.

Die angeführten basischen Substanzen werden als Amido- oder Aminosubstanzen bezeichnet. Die Gruppe NH_2 kann aber auch im Karboxyl der Säuren OH vertreten, wodurch die sich neutral verhaltenden Säureamide entstehen, z. B. das Amid der Essigsäure oder Azetamid $CH_3.CO.NH_2$. Durch Wassereintritt liefern die Säureamide das entsprechende Ammoniaksalz, das Azetamid also Ammoniumazetat $CH_3.CO.O(NH_4)$.

1. Ammoniakbasen.

1) *Methylamin* $NH_2(CH_3)$, und

2) *Trimethylamin* $N(CH_3)_3$, kommen als Zersetzungsprodukte des Cholins und Kreatins vor; die Konstitution s. oben.

3) *Cholin* $C_5H_{15}NO_2$ (s. oben), ist ein Zersetzungsprodukt des Lezithins.

Man erhält es synthetisch aus Glykolderivaten und Trimethylamin, was leicht aus dem obigen Schema des Cholins zu ersehen ist. (Die beiden untersten Reihen bilden zusammen Glykol, der Rest ist Trimethylamin.)

4) *Neurin* $C_5H_{13}NO$ (s. oben), ebenso

5) *Putreszin* oder Tetramethylendiamin $NH_2.CH_2.CH_2.CH_2.CH_2.NH_2$ und

6) *Kadaverin* oder Pentamethylendiamin $NH_2.(CH_2)_5.NH_2$ sind einige der bei der Eiweißfäulnis entstehenden Basen, welche auch Ptomaine genannt werden. Die beiden letzteren entstehen spezieller aus den Eiweißspaltungsprodukten Ornithin und Lysin (s. unten).

7) *Phenylaethylamin* $C_6H_5.CH_2.CH_2.NH_2$, und

8) *Paraoxyphenylaethylamin* $C_6H_4(OH).CH_2.CH_2.NH_2$ entstehen ebenfalls aus Produkten der Eiweißspaltung, letzteres z. B. aus Tyrosin (s. unten). Etwas kompliziertere Substanzen sind:

9) *Chinolin* C_9H_7N.

10) *Indol* C_8H_7N, die Grundsubstanz der Indigokörper, und

11) *Skatol* oder *β-Methyl-Indol* C_9H_9N, die beiden letzteren Produkte der Eiweißfäulnis im Darm.

Diese drei Körper bestehen aus einem doppelten Ringe, welcher nach einer Seite als Benzolring, nach der anderen als Pyridinring (beim Chinolin), resp. als Pyrrolring (beim Indol) aufgefaßt werden kann (die Schemata des Pyridins und Pyrrols s. S. 91, die der Verbindungen unten). In der Seitenkette werden die C vom N ab als α, β, γ etc. gezählt. Außer dem β-Methylindol (Skatol) ist auch ein α-Methylindol synthetisch dargestellt. — Indol und Skatol sind krystallinisch (Schmelzp. 52°, resp. 95°), flüchtig und höchst übelriechend. Alle drei Körper geben wie Benzol Karbonsäuren, welche der Benzoësäure analog sind, ferner Schwefelsäureester, welche der Phenylschwefelsäure (S. 90) analog sind, und im Harn vorkommen (z. B. Indoxylschwefelsäure).

```
    CH     CH γ              CH     CH β              NH
  //   \  /   \\           //   \  /   \\            /  \
CH      C      CH β      CH      C      \\        CH₂    CH₂
|       ||     |         |       ||      CH α     |      |
CH      C      CH α      CH      C      /         CH₂    CH₂
  \\CH/   \N//             \\CH/   \NH/             \NH/
    Chinolin.                   Indol.              Spermin.
```

12) *Spermin* oder *Dyaethylendiamin* $C_4H_{10}N_2$ (Konstitution s. vorstehend) bildet als Phosphat die im menschlichen Samen beim Eintrocknen entstehenden Krystalle.

Als verwickeltere Cholinverbindung wird hier noch angeschlossen:

13) *Lezithin* $C_{44}H_{90}NPO_9$, Bestandteil der Nervensubstanz, des Blutes, des Samens, des Eidotters u. s. w., in welchen es zum Teil in komplizierteren Verbindungen vorkommt.

Das Lezithin ist in Alkohol und Aether etwas löslich; in Wasser quillt es nur kleisterartig auf. Beim Kochen mit Baryt liefert es: Stearinsäure, Glyzerinphosphorsäure (S. 90) und Cholin (s. oben):

$$\underset{\text{Lezithin.}}{C_{44}H_{90}NPO_9} + 3H_2O = \underset{\text{Stearinsäure.}}{2C_{18}H_{36}O_2} + \underset{\text{Glyzerinphosphorsäure.}}{C_3H_9PO_6} + \underset{\text{Cholin.}}{C_5H_{15}NO_2}$$

Es ist eine H_2O-ärmere Verbindung des Cholins und der Distearyl-Glyzerinphosphorsäure; letztere ist ein Stearin, in welchem statt der dritten Stearinsäure ein Phosphorsäurerest am Glyzerin haftet. Ob jene Verbindung ein Salz (Diaconow) oder eine Art Aether ist (Strecker), ist streitig. Das distearylglyzerinphosphorsaure Cholin ist dargestellt (Drechsel & Hundeshagen), mit dem Lezithin aber nicht identisch. Neben dem Distearinlecithin scheint auch ein Dioleinlezithin, ein Olein-Palmitin-Lezithin u. s. w. vorzukommen.

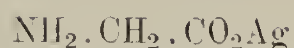
2. Amino- und Diaminosäuren.

Sie entstehen durch Eintritt einer oder zweier NH_2-Gruppen in Alkoholradikale der Säuren. Die Mono-Aminosäuren verhalten sich vermöge ihres Ammoniakrestes zu

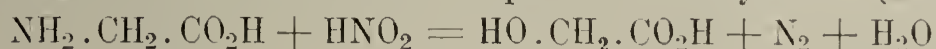
Säuren wie Basen, andererseits aber vermöge ihres Karboxyls, dessen H durch Metall vertretbar ist, zu Basen wie Säuren, z. B.


$NH_2.CH_2.CO_2H$
Aminoessigsäure oder Glykokoll.


$HCl.NH_2.CH_2.CO_2H$
Salzsaures Glykokoll.


$NH_2.CH_2.CO_2Ag$
Aminoessigsaures Silber oder Glykokollsilber.

In den Diaminosäuren überwiegt dagegen der basische Charakter. Mit salpetriger Säure behandelt gehen die Aminosäuren in die entsprechenden Oxysäuren (S. 88) über, z. B.


$$NH_2.CH_2.CO_2H + HNO_2 = HO.CH_2.CO_2H + N_2 + H_2O$$
Glykokoll. Glykolsäure.

Alle hier folgenden Amino- und Diaminosäuren treten als Spaltungsprodukte bei hydrolytischer Spaltung der Eiweißkörper auf.

1) *Aminoessigsäure* oder *Glykokoll* (Glyzin, Leimsüß), $C_2H_5NO_2$, kommt außer als Spaltungsprodukt, besonders des Leimes, in sog. gepaarten Säuren vor.

In Wasser leicht löslich, süß schmeckend, kann aus Chloressigsäure und Ammoniak synthetisch gewonnen werden. Indem das NH_2 des Glykokolls mit dem Karboxyl einbasischer Säuren unter Austritt von H_2O amidartig sich verbindet, entstehen sog. gepaarte Säuren, welche bei hydrolytischer Spaltung wieder in Glykokoll und Säure übergehen. Von solchen sind anzuführen:

Benzoylaminoessigsäure (*Benzoylglykokoll*) oder *Hippursäure*, $C_6H_5.CO.NH.CH_2.CO_2H$, im Harn der pflanzenfressenden Säugetiere und auch bei fleischfressenden nach Genuß von Benzoësäure und verwandten Substanzen (vgl. Kap. X).

In kaltem Wasser schwer, in heißem Wasser leichter löslich, sehr löslich in Alkohol. Ueber substituierte Hippursäuren s. Kap. X.

Glykocholsäure, $C_{26}H_{43}NO_6$, Glykokollpaarung der Cholalsäure (S. 89), als Natronsalz in der Galle enthalten.

Das Natronsalz ist leicht löslich in Wasser, die Säure selbst schwer löslich.

An das Glykokoll schließt sich ferner an:

Methylaminoessigsäure (*Methylglykokoll*) oder *Sarkosin*, $CH_3.NH.CH_2.CO_2H$, dem Alanin (s. unten) isomer, ein Spaltungsprodukt des Kreatins, auch synthetisch dargestellt (aus Chloressigsäure und Methylamin).

2) *α-Aminopropionsäure* oder *Alanin*, $CH_3.CH(NH_2).CO_2H$.

3) *α-Aminovaleriansäure*, $CH_3.CH_2.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$, beides Spaltungsprodukte wie Glykokoll.

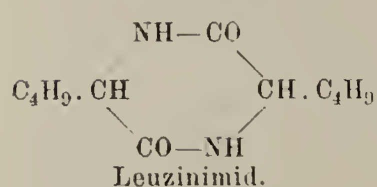
4) *δ-Aminovaleriansäure*, $NH_2.(CH_2)_4.CO_2H$, Produkt der Eiweißfäulnis, wahrscheinlich aus Ornithin (s. u.) hervorgegangen.

5) *α-Isobutylaminoessigsäure* oder *Leuzin*, $\begin{matrix}CH_3\\CH_3\end{matrix}\!>CH.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$, also isomer den Aminokapronsäuren $C_6H_{13}NO_2$ (von denen einzelne neben Leuzin vorzukommen scheinen), ist der Menge nach die hauptsächlichste bei der Eiweißspaltung entstehende Aminosäure.

In kaltem Wasser schwer, in Alkohol kaum, in Alkalien leicht löslich, rechtsdrehend (+ 18,5 in saurer Lösung, E. Fischer). Bildet auf eingeengten Lösungen zusammen mit Tyrosin nach dem Abkühlen oberflächliche Krusten, in welchen es als

schwach lichtbrechende Kugeln und Knollen zu erkennen ist. Rein krystallisiert es in glänzenden Blättchen.

An das Leuzin schließt sich an das



Leuzinimid.

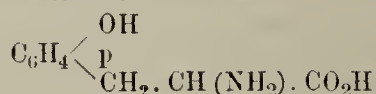
Leuzinimid, $C_{12}H_{22}N_2O_2$, ebenfalls bei der Eiweißspaltung auftretend und aus Leuzin durch Wasseraustritt entstehend: $2\,C_6H_{13}NO_2 = C_{12}H_{22}C_2O_2 + 2\,H_2O$; auch synthetisch herstellbar. Die Konstitution ist ringförmig.

6) *Aminobernsteinsäure* oder *Asparaginsäure*, $HO_2C.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$ und ihr nächstes Homologes

7) *Glutaminsäure*, $CO_2H.CH_2.CH_2CH(NH_2).CO_2H$,

8) *Phenyl-Aminopropionsäure* oder *Phenylalanin*, $C_6H_5.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$,

9) *Paraoxyphenyl-α-Aminopropionsäure* oder *Tyrosin* $C_9H_{11}NO_3$



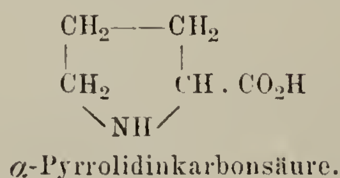
sämtlich Spaltungsprodukte von Eiweiß und Leim (letzterer gibt jedoch kein Tyrosin).

Phenylalanin ist linksdrehend (—35,3, E. Schulze) und kommt auch in Pflanzen vor. Tyrosin, welches seinen Namen vom Käse hat, in den Krusten neben Leuzin (s. oben) in Nadelbüscheln erkennbar, ist fast unlöslich in kaltem Wasser und Alkohol. Mit Merkurinitrat und etwas salpetriger Säure liefert es in der Hitze die für Phenole und deren Derivate charakteristische rote Färbung (Millon's Reaktion). Auch synthetisch gewonnen.

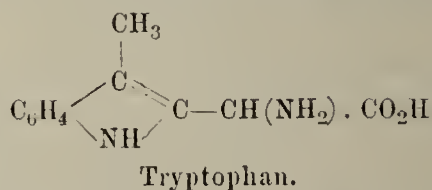
10) *α-Pyrrolidinkarbonsäure*, $C_5H_9NO_2$ (E. Fischer), ein möglicherweise aus Ornithin entstehendes Eiweißspaltungsprodukt, falls nicht der Pyrrolkern im Eiweiß vorgebildet ist.

11) *Skatolaminoessigsäure* oder *Tryptophan* $C_{11}H_{12}N_2O_2$ (Hopkins & Cole), die Muttersubstanz aller die Indolgruppe enthaltenden Fäulnisprodukte, ist wahrscheinlich als die chromogene Gruppe des Eiweißmoleküls zu betrachten.

Die Konstitution der beiden letztgenannten Substanzen ist die folgende, jedoch ist die Stellung der Seitenketten im Tryptophan nicht sicher. Die Violettfärbung,



α-Pyrrolidinkarbonsäure.



Tryptophan.

welche die Produkte der Trypsinverdauung (Kap. XI) mit Bromwasser geben, rührt vom Tryptophan her (welches durch Quecksilbersulfat aus ihnen gefällt wird) und ist die Ursache seiner Benennung. Durch Abspaltung der Aminogruppe entsteht aus dem Tryptophan die Skatolessigsäure, unter den Fäulnisprodukten gefunden, und aus dieser durch Oxydation die Skatolkarbonsäure (vgl. S. 92).

12) *α-δ-Diaminovaleriansäure* oder *Ornithin*, $NH_2.CH_2.CH_2.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$, Spaltungsprodukt des Arginins (s. unten), zuerst bei Vögeln als Stoffwechselprodukt gefunden (Jaffe).

13) *α-ε-Diaminokapronsäure* oder *Lysin*, $NH_2.CH_2.(CH_2)_3.CH(NH_2).CO_2H$, eine der neben Arginin in den Spaltungsprodukten vorkommenden sog. Hexonbasen, ebenso

14) *Histidin*, $C_6H_9N_3O_2$, namentlich aus Protaminen und Histonen erhalten (s. unten), vielleicht eine den Pyrimidinkern (S. 98) enthaltende Aminosäure.

15) *β-Oxy-α-Aminoproprionsäure* oder *Serin*. $HO.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$, aus Seidenleim, neuerdings (E. FISCHER) auch aus Eiweißkörpern gewonnen.

16) *Zystein*, ein Serin mit HS statt HO: $HS.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$, steht in Beziehung zu den Merkaptursäuren (s. Harn). An der Luft geht es durch Oxydation unter Vereinigung zweier Moleküle über in

17) *Zystin*, $HO_2C.CH(NH_2).CH_2.S.S.CH_2.CH(NH_2).CO_2H$, wichtiges Eiweißspaltungsprodukt, kommt in Drüsen und pathologisch im Harn und in Blasensteinen vor.

Unlöslich in Wasser und Alkohol, leicht löslich in Alkalien, stark linksdrehend (— 223, MÖRNER), krystallisiert in 6seitigen Tafeln.

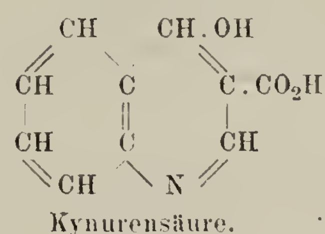
18) *Aminoaethylsulfosaure* oder *Taurin*, $NH_2.CH_2.CH_2.SO_2.OH$, kommt ebenfalls in Geweben vor, ferner mit Cholalsäure gepaart (vgl. Glykokoll) als

Taurocholsäure, $C_{26}H_{45}NSO_7$, welche als Natronsalz neben dem Glykocholat in der Galle enthalten ist.

Taurin ist in Wasser löslich, in Alkohol unlöslich: Taurocholsäure, im Gegensatz zur Glykocholsäure, in Wasser leicht löslich. Das Taurin ist aus dem Zystein durch Oxydation erhältlich, indem das Karboxyl als CO_2 abgespalten und das HS zu SO_3H oxydiert wird.

19) *γ-Oxy-β-Chinolinkarbonsäure* oder *Kynurensäure* $C_{10}H_7NO_3$, Bestandteil des Hundeharns.

Synthetisch herstellbar (CAMPS). Entwickelt beim Erhitzen CO_2 und hinterläßt Kynurin C_9H_7NO, welches auch aus Zinchonin gewonnen wird und zu Chinolin (S. 92) reduzierbar ist.



Kynurensäure.

3. Stickstoffhaltige Kohlensäurederivate und deren Abkömmlinge.

Die salzbildende Kohlensäure HO—CO—OH ist nicht beständig. Dagegen können eine große Menge wichtiger Stoffwechselprodukte als Derivate derselben betrachtet werden, deren Bezeichnung durch folgende Beispiele erläutert wird:

$H_2N—CO—OH$	$H_2N—CO—NH_2$	N : C—OH	N : C—NH_2
Monamid der Kohlensäure oder Karbaminsäure.	Diamid der Kohlensäure. Karbamid oder Harnstoff.	Nitril der Kohlensäure oder Zyansäure.	Amid der Zyansäure oder Zyanamid.

1) *Karbaminsäure*, CH_3NO_2, kommt als Ammoniaksalz, $H_2N.CO.O(NH_4)$, im Blute vor, und läßt sich durch Wasserentziehung in das entsprechende Amid, Harnstoff, verwandeln.

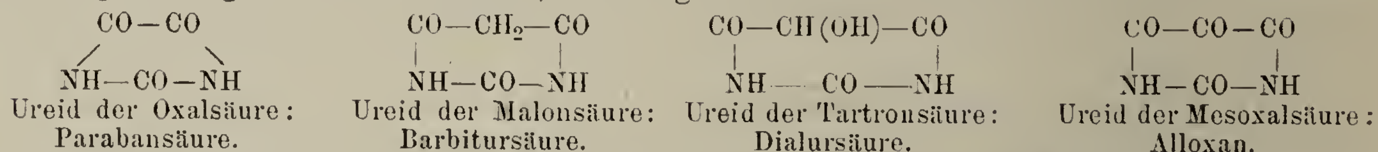
2) *Sulfozyansäure* oder *Rodanwasserstoffsäure* NC—SH, kommt, wahrscheinlich als Rodankalium NCSK, im Speichel und im Harne vor.

Die Rodansalze geben mit Eisenchlorid eine blutrote Färbung.

3) *Harnstoff* CH_4N_2O ist bei Säugetieren, Amphibien und Fischen das wesentlichste Endprodukt der Oxydation stickstoffhaltiger Substanzen, und findet sich daher in großen Mengen in ihrem Harn.

Der Harnstoff ist krystallisierbar, in Wasser und Alkohol leicht löslich, gibt mit Salpetersäure und Oxalsäure schwer lösliche Salze, mit salpetersaurem Quecksilberoxyd einen weißen Niederschlag. Bei Gegenwart faulender Substanzen, ferner beim Kochen mit Alkalien, beim Ueberhitzen mit Wasser, nimmt er 2 H_2O auf und liefert kohlensaures Ammoniak: $CO(NH_2)_2 + 2 H_2O = CO(O.NH_4)_2$. Harnstoff war die erste organische Substanz, welche synthetisch dargestellt wurde (Wöhler); man kann ihn auf verschiedene Weise künstlich erhalten, z. B. aus zyansaurem (s. oben) Ammoniak durch Erhitzen, wobei die Atome sich umlagern: $CN.O(NH_4) = CO(NH_2)_2$; ferner aus Chlorkohlenoxyd (Phosgengas) und Ammoniak: $COCl_2 + 2 NH_3 = CO(NH_2)_2 + 2 HCl$. Durch Erhitzen liefert Harnstoff unter Austritt von Ammoniak das Biuret $H_2N.CO.NH.CO.NH_2$.

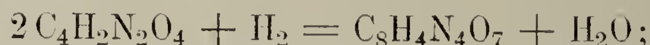
In den beiden NH_2-Gruppen des Harnstoffs können noch H-Atome durch Alkohol- oder Säureradikale vertreten werden, z. B. Aethylharnstoff $CH_3.CH_2.NH.CO.NH_2$, Azetylharnstoff $CH_3.CO.NH.CO.NH_2$. Der letztere Körper unterscheidet sich vom Azetamid (S. 91) nur dadurch, daß im Karboxyl der Essigsäure OH, statt wie in den Amiden durch den Ammoniakrest, durch den Harnstoffrest ersetzt ist; sie werden daher Ureide genannt. Mit 2-basischen Säuren, z. B. denjenigen der Oxalsäurereihe, kann die Ureidbildung an einem oder an beiden Karboxylen stattfinden, im letzteren Falle unter ringförmigem Schluß; das einseitige Ureid der Oxalsäure ist z. B. die Oxalursäure: $H_2N.CO.NH.CO.CO.OH$, das zweiseitige die Parabansäure, deren Konstitution, nebst denjenigen einiger ähnlichen Stoffe, hier folgt:



Ureid der Oxalsäure: Parabansäure. Ureid der Malonsäure: Barbitursäure. Ureid der Tartronsäure: Dialursäure. Ureid der Mesoxalsäure: Alloxan.

Diese Körper heißen zum Teil Säuren, weil ein H am N durch Metall vertretbar ist. Sie entstehen durch Oxydation der Harnsäure (s. unten) mit Salpetersäure, namentlich das Alloxan, und lassen sich leicht hydrolytisch spalten in die betr. Säure und Harnstoff. Einige, wie Oxalursäure und Alloxan, kommen im Harn vor.

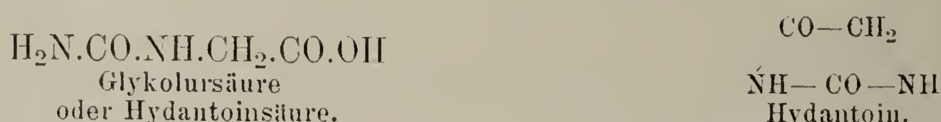
Das Alloxan $C_4H_2N_2O_4$, in Wasser leicht löslich, geht durch Reduktion über in Alloxantin $C_8H_4N_4O_7$:



$$2 C_4H_2N_2O_4 + H_2 = C_8H_4N_4O_7 + H_2O;$$

das Alloxantin ist eine ätherartige Verbindung des Alloxans und der Dialursäure (s. oben), und geht infolgedessen unter H_2O-Aufnahme in diese beiden Körper über.

Wie die zweibasischen Oxalsäuren bilden auch die zweiwertigen Glykolsäuren (S. 88) sowohl einseitige wie zweiseitige, ringförmige, geschlossene Ureide. Die beiden Ureide der Glykolsäure z. B. sind:

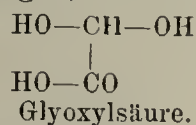


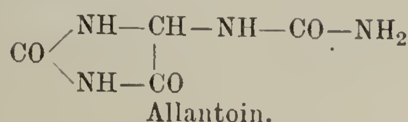
Glykolursäure oder Hydantoinsäure. Hydantoin.

Beteiligen sich mehrere Harnstoffmoleküle an der Ureidbildung, so entstehen Diureide. Die bemerkenswertesten sind:

4) *Allantoin* $C_4H_6N_4O_3$, das Diureid der Glyoxylsäure, Bestandteil des fötalen und Säuglingsharnes und des Amnionwassers.

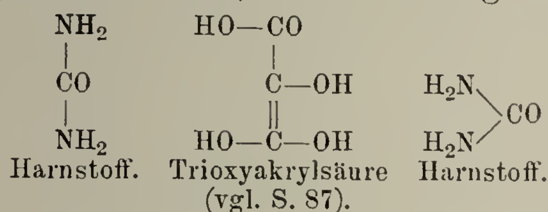
Die hypothetische Glyoxylsäure $CH(OH)_2.CO.OH$ bildet mit zweien ihrer Hydroxyle ein ringförmiges, mit dem dritten ein einfaches Ureid:

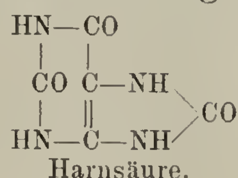

Glyoxylsäure.


Allantoin.

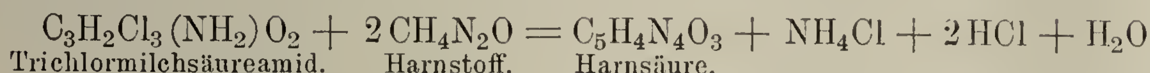
Das Allantoin ist in kaltem Wasser schwer, in kochendem leicht löslich, und entsteht aus Harnsäure durch Oxydation mit Bleisuperoxyd. Durch hydrolytische Spaltung zerfällt es in Harnstoff und Allantursäure: $C_4H_6N_4O_3 + H_2O = CH_4N_2O + C_3H_4N_2O_3$ (Allantursäure).

5) *Harnsäure* $C_5H_4N_4O_3$, Hauptbestandteil des Harns bei Vögeln, Reptilien und vielen Wirbellosen, kann als Diureid der hypothetischen Trioxyakrylsäure aufgefaßt werden, unter Bildung zweier geschlossener Ringe.


Harnstoff. Trioxyakrylsäure (vgl. S. 87). Harnstoff.


Harnsäure.

Synthetisch erhält man Harnsäure aus Trichlormilchsäureamid und Harnstoff (Horbaczewski):

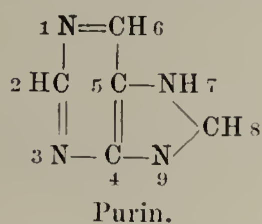


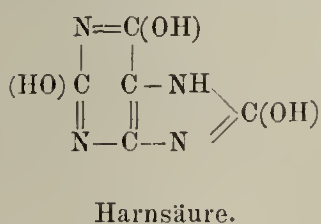
$$C_3H_2Cl_3(NH_2)O_2 + 2\,CH_4N_2O = C_5H_4N_4O_3 + NH_4Cl + 2\,HCl + H_2O$$

Trichlormilchsäureamid. Harnstoff. Harnsäure.

Die Harnsäure ist zweibasisch. Von den Salzen, von denen die sauren, wie die Harnsäure selbst, in kaltem Wasser sehr schwer löslich sind, kommen besonders harnsaures Natron und Ammoniak vor. Durch Oxydation liefert die Harnsäure: 1) bei Gegenwart von Säuren: Alloxan (s. oben) und Harnstoff: $C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = C_4H_2N_2O_4 + CH_4N_2O$; das Alloxan liefert durch weitere Oxydation Kohlensäure und Parabansäure: $C_4H_2N_2O_4 + O = CO_2 + C_3H_2N_2O_3$. 2) bei Gegenwart von Alkalien: Allantoin (s. oben) und Kohlensäure: $C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = C_4H_6N_4O_3 + CO_2$. 3) mit Salpetersäure zur Trockne verdampft gibt die Harnsäure einen gelbroten Rückstand, der mit Ammoniak sich purpurrot färbt (Murexid, purpursaures Ammoniak), mit Kali blau; dies ist die gewöhnlichste Harnsäurereaktion.

Die Harnsäure kann auch von dem aus ihr darstellbaren Körper Purin $C_5H_4N_4$ (E. Fischer) abgeleitet werden, dessen Konstitution hier angegeben ist, mit Numerierung der Bestandteile behufs besserer Uebersicht; die Harnsäure ist dann ein 2, 6, 8-Trioxypurin, wie es das zweite Schema verdeutlicht. Nach dem Verhalten bei chemischen Eingriffen scheint sie beide Konstitutionen annehmen zu können, oder zwischen beiden zu oszillieren („Tautomerie").


Purin.


Harnsäure.

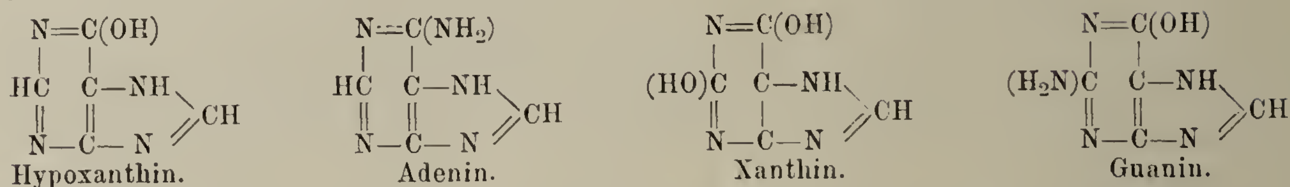
Außer der Harnsäure leiten sich auch die Xanthinbasen vom Purin ab, welche wegen ihrer Beziehungen zu Nukleinen (s. unten) auch als Nukleinbasen bezeichnet werden*). Von diesen sind hier anzuführen:

6) *Hypoxanthin* oder *Sarkin* $C_5H_4N_4O$ = 6-Oxypurin,

*) Die Harnsäure und die Nukleinbasen werden jetzt meist als Purinkörper bezeichnet, oder auch als Alloxurkörper, weil sie auch aufgefaßt werden können (s. oben) als eine Alloxangruppe (S. 96) und eine Harnstoffgruppe enthaltend.

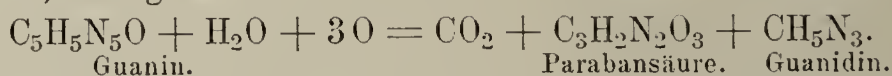
7) *Adenin* $C_5H_5N_5$ = 6-Aminopurin,
8) *Xanthin* $C_5H_4N_4O_2$ = 2,6-Dioxypurin,
9) *Guanin* $C_5H_5N_5O$ = 2-Amino-6-Oxypurin.

Die Konstitutionen sind also



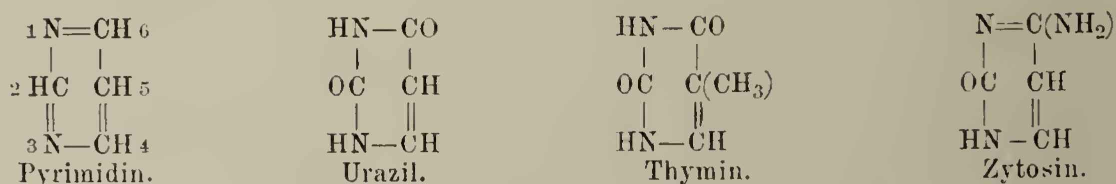
Hypoxanthin. Adenin. Xanthin. Guanin.

Alle vier Substanzen finden sich in vielen Organen, zum Teil auch in Pflanzen, sowie im Harn, Guanin im Guano und in den Spinnenexkrementen, sowie, zum Teil mit Kalk verbunden, in den Krystallen, welche den Glanz und das Irisieren von Hautgebilden niederer Tiere bewirken. Auch Derivate derselben kommen vor, so im Harn ein Methyl- und ein Dimethylxanthin, letzteres isomer mit dem Theobromin des Kakaos; ferner das Karnin $C_7H_8N_4O_3$ des Fleischextraktes, das durch Brom in bromwasserstoffsaures Hypoxanthin unter CO_2-Abspaltung übergeht. Xanthin und Guanin sind in Wasser und Alkohol fast unlöslich, Hypoxanthin in Wasser etwas löslich. Die Substanzen können leicht durch Oxydation, resp. Reduktion in einander übergeführt werden, z. B. $2\,C_5H_5N_5O$ (Guanin) + 3 O = $2\,C_5H_4N_4O_2$ (Xanthin) + H_2O + N_2. Das Guanin kann außerdem durch Oxydation in Kohlensäure, Parabansäure (S. 96) und Guanidin (s. unten) zerlegt werden:



$$\underset{\text{Guanin.}}{C_5H_5N_5O} + H_2O + 3\,O = CO_2 + \underset{\text{Parabansäure.}}{C_3H_2N_2O_3} + \underset{\text{Guanidin.}}{CH_5N_3}.$$

In anderen, ebenfalls zu den Nukleinen in Beziehung stehenden Basen, den sog. Pyrimidinbasen, spielt eine Teilgruppe des Purins, das Pyrimidin $C_4H_4N_2$, eine analoge Rolle wie das Purin in den vorigen, wie folgende Schemata zeigen; diese Körper sind:

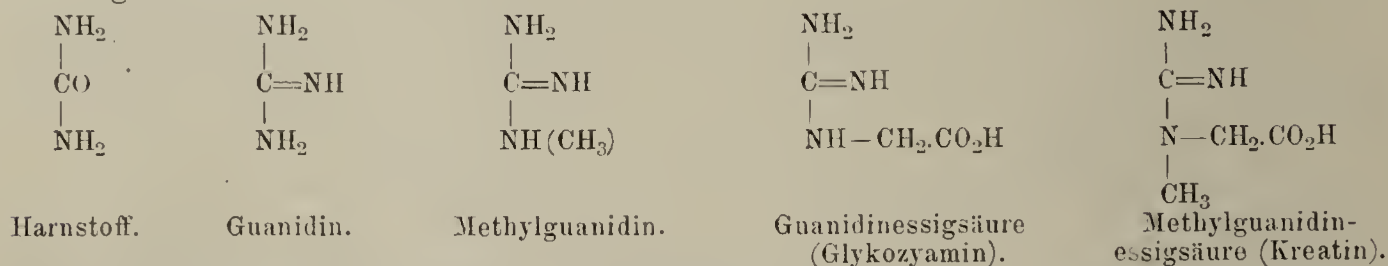


Pyrimidin. Urazil. Thymin. Zytosin.

10) *Urazil* $C_4H_4N_2O_2$, tautomer (S. 97) mit 2,6-Dioxypyrimidin.
11) *Thymin* $C_5H_6N_2O_2$, tautomer mit 5-Methyl-2,6-Dioxypyrimidin.
12) *Zytosin* $C_4H_5N_3O$, tautomer mit 2-Oxy-6-Aminopyrimidin.

Alle diese Körper sind aus Nukleinsubstanzen (z. B. der Thymusdrüse, der Fischtestikel) gewonnen, krystallinisch, und synthetisch dargestellt.

Als letzte Gruppe von Kohlensäure- oder Harnstoffderivaten sind das Guanidin und seine Abkömmlinge anzuführen, über deren Konstitution folgende Schemata Aufschluß geben:



Harnstoff. Guanidin. Methylguanidin. Guanidinessigsäure (Glykozyamin). Methylguanidinessigsäure (Kreatin).

13) *Guanidin* CH_5N_3, eine starke Base, welche, außer aus Guanin (s. oben), auch synthetisch auf verschiedene Arten darstellbar ist.

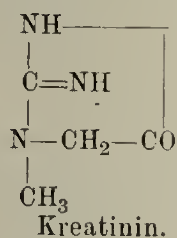
14) *Methylguanidin* $C_2H_7N_3$, ein Spaltungsprodukt des Kreatins.

15) *Kreatin* (Methylguanidinessigsäure) $C_4H_9N_3O_2$, Bestandteil der Muskeln, des Gehirns, des Blutes etc.

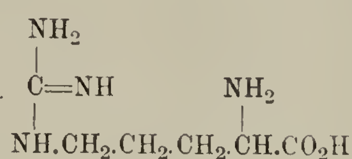
16) *Kreatinin* $C_4H_7N_3O$, Anhydrid des Kreatins (Konstitution s. unten), Bestandteil des Harnes.

Kreatin und Kreatinin gehen leicht in einander über, ersteres in letzteres durch Kochen mit Säuren, umgekehrt durch Alkalien. Kreatin ist in Wasser schwer, in Alkohol nicht löslich, und bildet charakteristische Krystalle. Kreatinin ist eine starke Base, in Wasser leicht löslich, und bildet mit Zinkchlorid eine in Alkohol unlösliche Verbindung. — Kreatin ist synthetisch dargestellt, z. B. aus Zyanamid und Methylaminoessigsäure (Sarkosin, S. 93), was nach der Konstitution leicht verständlich ist, ebenso (unter Ammoniakaustritt) aus Guanidin und Sarkosin. Mit Barytwasser gekocht, spaltet sich das Kreatin in Sarkosin und Harnstoff, ebenfalls leicht verständlich. Durch Oxydationsmittel zerfällt es in Methylguanidin und Oxalsäure.

17) *Arginin* oder *δ-Guanidin-α-Aminovaleriansäure* $C_6H_{14}N_4O_2$, ein basisches Spaltungsprodukt der Eiweißkörper.



Kreatinin.



Arginin.

Das Arginin ist hydrolytisch spaltbar in Ornithin (S. 94) und Harnstoff, und synthetisch dargestellt aus Ornithin und Zyanamid.

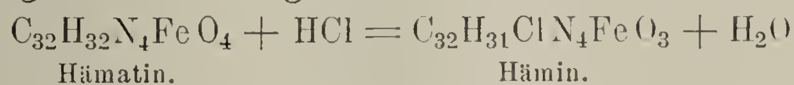
4. Tierische Farbstoffe.

Während manche, meist gelbfärbende Farbstoffe, z. B. der des Blutserums, des Harnes, in ihrer Konstitution noch nicht erkannt sind, gibt es im Blute und in der Galle eine Reihe rein (krystallinisch) darstellbarer Farbstoffe von teilweise verständlicher Zusammensetzung. Dieselbe stehen, wie auch das pflanzliche Chlorophyll, in inniger Beziehung zur Skatolaminoessigsäure (S. 94), dem chromogenen Bestandteil des Eiweißmoleküls.

Der natürliche Blutfarbstoff, das Hämoglobin, eine Eiweißverbindung, ist die Muttersubstanz folgender Farbstoffe:

1) *Hämatin* $C_{32}H_{32}N_4FeO_4$ (Nencki & Sieber), in Säuren mit brauner, in Alkalien mit granatroter Farbe löslich, mit charakteristischer Spektralabsorption (Kap. VIII).

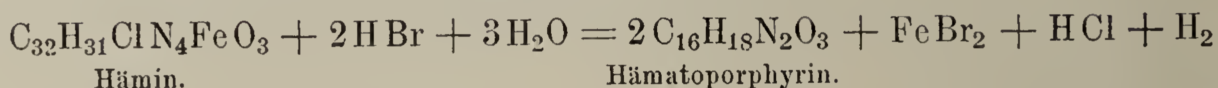
2) *Hämin* $C_{32}H_{31}ClN_4FeO_3$ entsteht aus dem vorigen durch Salzsäure, indem ein OH gegen ein Cl ausgetauscht wird:



$$\underset{\text{Hämatin.}}{C_{32}H_{32}N_4FeO_4} + HCl = \underset{\text{Hämin.}}{C_{32}H_{31}ClN_4FeO_3} + H_2O$$

Bildet braune Krystalle (rombische Prismen und Tafeln), welche zur Erkennung eingetrockneten Blutes geeignet sind. Eine Spur Blutpulver wird unter einem Deckgläschen mit starker Essigsäure (Eisessig) bei Gegenwart einer kleinen Menge NaCl einmal aufgekocht; nach dem Abkühlen erscheinen die mikroskopischen Häminkrystalle (Teichmann'sche Blutprobe).

3) *Hämatoporphyrin* $C_{16}H_{18}N_2O_3$, ein eisenfreier Farbstoff, welcher aus Hämin in Eisessig durch Bromwasserstoff entsteht:



$$\underset{\text{Hämin.}}{C_{32}H_{31}ClN_4FeO_3} + 2HBr + 3H_2O = 2\underset{\text{Hämatoporphyrin.}}{C_{16}H_{18}N_2O_3} + FeBr_2 + HCl + H_2$$

Dieser Körper entsteht auch direkt aus Blutfarbstoff durch starke Säuren.

4) *Bilirubin* $C_{16}H_{18}N_2O_3$, dem vorigen isomer, der Hauptfarbstoff der Galle, orangefarbene rombische Tafeln liefernd.

Unlöslich in Wasser, löslich in Chloroform und mit gelber Farbe in Alkalien, mit denen es Verbindungen eingeht. Durch Oxydation geht es in andere (blaue, grüne, etc.) Farbstoffe über, und wird, z. B. im ikterischen Harn, daran erkannt, daß derselbe, über ein Gemisch von Salpetersäure und etwas salpetriger Säure geschichtet, an der Grenze der beiden Schichten eine regenbogenartige Zone bildet (Gmelin'sche Probe).

5) *Hämatoidin*, in Blutaustritten bei Luftabschluß sich bildende Krystalle, in jeder Hinsicht dem vorigen ähnlich und wahrscheinlich identisch.

6) *Biliverdin* $C_{16}H_{18}N_2O_4$, ein grüner, in der Galle, besonders bei der Gans vorkommender Farbstoff, aus Bilirubin leicht durch Oxydation (schon an der Luft) entstehend, bisher nicht in Krystallen gewonnen.

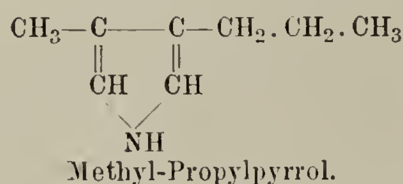
7) *Andere Gallenfarbstoffe* (Bilifuszin, Biliprasin, Bilizyanin, Choletelin), teils aus Galle oder Gallensteinen, teils aus Exkrementen gewonnen, teilweise charakteristische Absorption gebend, aber in Krystallen nicht dargestellt.

8) *Urobilin*, wahrscheinlich identisch mit

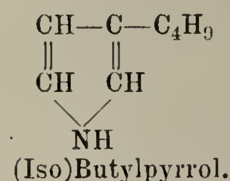
9) *Hydrobilirubin* $C_{32}H_{40}N_4O_7$; letzteres durch Reduktion des Bilirubins gewonnen (Maly), ersteres zuweilen im Harn vorkommend (Jaffe), ebenso im Darminhalt und Kot (Sterkobilin).

Urobilin hat einen breiten Absorptionsstreifen im Grün (bei F) und zeigt in alkalischer Lösung mit Zinkchlorid versetzt starke Fluoreszenz.

Für die Konstitution der Blut- und Gallenfarbstoffe ist bemerkenswert, daß sowohl aus Hämatin wie aus Urobilin durch Oxydation ein Pyrrolderivat $C_8H_9NO_4$ gewonnen werden kann (vgl. S. 91), und aus diesem durch Reduktion das Hämopyrrol $C_8H_{13}N$, welches entweder ein Methylpropylpyrrol oder ein Isobutylpyrrol ist (Küster; Nencki & Zaleski). Dasselbe geht leicht in Urobilin über.



Methyl-Propylpyrrol.



(Iso)Butylpyrrol.

Auch das dem Pyrrol verwandte Indol (S. 92) gibt zuweilen zur Bildung von Farbstoffen Anlaß, nämlich:

10) *Indigoblau* und *Indigorot*. Sie können im Harn entstehen durch Spaltung und Oxydation der in ihm vorkommenden Indoxylschwefelsäure und Indoxylglykuronsäure (Kap. X).

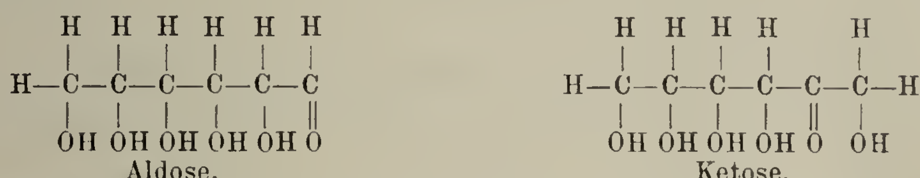
11) *Melanine*, die schwarzen und braunen, zum Teil eisenhaltigen, wenig bekannten Farbstoffe der Lungen, Bronchialdrüsen, des Rete Malpighii, der Haare, der Chorioidea und der melanotischen Geschwülste, sind sehr ver-

schiedener Natur. Einige derselben scheinen jedoch ebenfalls einen Indol- oder Pyrrolkern zu enthalten.

12) *Sehpurpur*, der rote Farbstoff der Netzhautstäbchen, wird beim Auge behandelt (Kap. VII).

D. Kohlehydrate.

Der veraltete Name Kohlehydrate bezeichnet Körper von der Zusammensetzung $C_x H_{2n} O_n$, d. h. hauptsächlich Zuckerarten und deren Anhydride. Nach der Erkenntnis der wirklichen Konstitution auf Grund von Synthesen (E. Fischer) ist der größte Teil dieser Körper aufzufassen als bestehend aus einer Anzahl Alkoholgruppen mit einer Aldehydgruppe („Aldosen") oder einer Ketongruppe („Ketosen"), wie folgende Schemata verdeutlichen



Aldose. Ketose.

Da diese Körper eine größere Anzahl asymmetrischer C-Atome (**107**) enthalten, sind sie großenteils drehend und in mehrfachen stereochemischen Isomerien vertreten. Nach der Zahl der C-Atome gruppiert kommen besonders Triosen, Pentosen, Hexosen, Nonosen vor, im Tierkörper Pentosen und Hexosen.

1. Pentosen $C_5H_{10}O_5$.

Sie sind nicht gärfähig und liefern mit Salzsäure erhitzt leicht Furfurol (S. 89): $C_5H_{10}O_5 - 3H_2O = C_5H_4O_2$, das mit Phlorogluzin eine kirschrote Farbe gibt. Von Pentosen ist im Tierkörper gefunden: eine optisch inaktive Arabinose im Harn, und eine Xylose als Spaltungsprodukt von Nukleïnsäuren.

2. Hexosen $C_6H_{12}O_6$.

Sie sind in Wasser und Alkohol leicht löslich, süßschmeckend und krystallisierbar. Wie alle mehrwertigen Alkohole halten sie Kupferhydrat in Lösung, und wie die Aldehyde und Ketone reduzieren sie es zu Oxydul; beide Eigenschaften liegen der Trommer'schen Zuckerprobe zu Grunde: in alkalisch gemachter Zuckerlösung geben kleine Mengen Kupfersulfat keinen Hydratniederschlag, sondern eine tiefblaue Lösung, welche beim Stehen und weit schneller beim Erhitzen rotes Oxydul oder gelbes Oxydulhydrat ausscheidet. Als Alkohole geben sie mit Alkoholen und Phenolen ätherartige Verbindungen (Glykoside).

Die Gärungen der Hexosen sind durch Mikroorganismen bewirkte Zersetzungen, die bekannteste durch Hefezellen (resp. die daraus extrahierbare „Zymase", E. Buchner). Die Gärfähigkeit ist an die stereochemische Struktur gebunden. Die Hefegärung ist ein Zerfall in Alkohol und Kohlensäure: $C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2$; die Milchsäuregärung eine Spaltung in Milchsäure (S. 88): $C_6H_{12}O_6 = 2\,C_3H_6O_3$; bei alkalischer Reaktion bewirken gewisse Bakterien die Buttersäuregärung, d. h. eine weitere Umsetzung der Milchsäure in Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoffgas: $2\,C_3H_6O_3 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 2\,H_2$. Folgende Hexosen kommen im Tierkörper vor:

1) *Traubenzucker* oder *Glykose, Dextrose,* kommt spurweise im Blute,

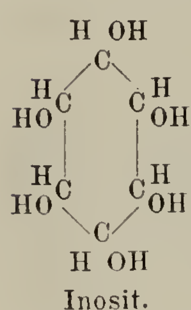
in der Leber, in den Muskeln, im Gehirn etc. vor, pathologisch massenhaft im Harn. Die spez. Drehung ist + 52,5 für verdünnte Lösungen.

2) *Fruchtzucker* oder *Fruktose, Lävulose*, pathologisch neben dem vorigen in Harn, Blut und Exsudaten gefunden. Drehung — 93, stark mit der Temperatur variierend.

3) *Galaktose*, Spaltungsprodukt des Milchzuckers und des Zerebrins, Drehung + 91.

Traubenzucker krystallisiert in Drusen (daher auch Krümelzucker genannt), Fruchtzucker krystallisiert schwer; letzterer gibt mit Resorzin und Salzsäure erhitzt intensive Rotfärbung. Bei der Oxydation geben beide Zuckersäure, Galaktose dagegen Schleimsäure. Beide Säuren haben die Konstitution $CO_2H.(CH.OH)_4.CO_2H$, aber verschiedene räumliche Anordnung des Moleküls.

Den Hexosen isomer ist der



Inosit.

4) *Inosit* $C_6H_{12}O_6$, Bestandteil der Muskeln etc., pathologisch auch im Harn vorkommend, süßschmeckend, aber von den wahren Zuckern verschieden.

Inosit ist ein Benzolabkömmling und seiner Konstitution entsprechend optisch inaktiv; er gibt weder die Trommer'sche Reaktion noch alkoholische Gärung, wohl aber Milchsäuregärung.

Ein Oxydationsprodukt der Glykose, in welcher die primäre Alkoholgruppe zu Karboxyl oxydiert ist, ist die

5) *Glykuronsäure* $CO_2H.(CH.OH)_4.COH = C_6H_{10}O_7$, findet sich in kleinen Mengen in Blut und Harn, gepaart mit Phenol und anderen Produkten der Darmfäulnis, ferner im Harn gepaart mit Derivaten von Chloral, Kampher und anderen genossenen Substanzen. Sie dreht rechts, ihre Paarungen links.

Gibt die Trommer'sche Reaktion und geht leicht durch CO_2-Abspaltung in Pentosen über, z. B. durch Fäulnis in Xylose, deren Farbreaktion (S. 101) sie gibt.

Ein Aminoderivat der Glykose ist das

6) *Glykosamin* $CH_2.OH.(CH.OH)_3.CH(NH_2).COH = C_6H_{13}NO_5$, durch Spaltung aus Chitin, Muzinen und vielen Eiweißkörpern gewonnen, gibt mit salpetriger Säure eine Hexose und liefert mit Säuren schön krystallisierende Salze.

3. Disaccharide (Gruppe des Rohrzuckers) $C_{12}H_{22}O_{11}$.

Diese gut krystallisierenden, süß schmeckenden und rechtsdrehenden Körper sind direkt nicht gärungsfähig, werden es aber durch hydrolytische Spaltung (mit Säuren oder mit gewissen Enzymen), durch welche sie in 1 Molekül Glykose und 1 Molekül einer anderen Hexose (aber Maltose in 2 Moleküle Glykose) übergehen. Beim Rohrzucker entstehen durch die Spaltung gleiche Mengen Dextrose und Lävulose; das Gemenge dreht wegen der stärkeren Drehung der letzteren links, der Vorgang wird daher als Invertierung und das spaltende Enzym als Invertin oder Invertase bezeichnet; enthält der Gärungserreger zugleich die entsprechende Invertase, so erfolgt direkt alkoholische Gärung. Bleibt bei der ätherartigen Verbindung zweier Zucker zu einem Disaccharid die Aldehyd- resp. Ketongruppe erhalten, so gibt das Disaccharid die Trommer'sche Reaktion.

1) *Rohrzucker*, im Tierkörper nicht vorkommend, reduziert nicht, gärt mit Hefe.

2) *Maltose* $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$ (s. oben), bei der Einwirkung diastatischer Enzyme auf Stärke, Glykogen etc. auftretend, Drehung + 140,6.

Geht durch Kochen mit Säuren in Glykose über, gärt mit Hefe, reduziert geringere Mengen Kupferoxyd als Glykose.

3) *Isomaltose*, wie Maltose ein Abbauprodukt des Glykogens, Drehung + 139 bis 140°.

Aus Glykose durch konzentrierte Salzsäure synthetisch dargestellt. Gärt nicht oder sehr schwierig mit Hefe, wirkt reduzierend.

4) *Milchzucker* oder *Laktose*, $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, Bestandteil der Milch, bei Wöchnerinnen auch des Harns, Drehung + 52,5.

Bildet große Krystalle, reduziert Kupferoxyd, zerfällt hydrolytisch in Glykose und Galaktose (s. oben). Gärt nicht mit Hefe; jedoch enthalten die Kefirkörner neben Hefe ein invertierendes Ferment (Laktase), welches die alkoholische Gärung möglich macht. Der Milchsäuregärung ist er direkt fähig.

4. Polysaccharide $(C_6H_{10}O_5)_x$.

Diese bei hydrolytischer Behandlung (durch sog. diastatische Enzyme oder durch längeres Kochen mit Säuren) in Hexosen zerfallenden, meist amorphen Körper kommen hauptsächlich in Pflanzen vor (Stärke, Gummi, Zellulose). Sie sind in Alkohol und Aether unlöslich, in Wasser zum Teil löslich oder quellend, ohne Geschmack. Bei der Verzuckerung entstehen vorübergehend Zwischenprodukte zwischen Di- und Polysacchariden, die Dextrine. Bei der Stärke spaltet sich das Molekül $(C_{12}H_{20}O_{10})n$ unter Wasseraufnahme zunächst in Maltose $C_{12}H_{22}O_{11}$ und ein Dextrin $(C_{12}H_{20}O_{10})$ (n—1), dies weiter in Maltose und ein Dextrin von kleinerem Molekül $(C_{12}H_{20}O_{10})$ (n—2) u. s. f. bis zu einem Dextrin, das nicht mehr angegriffen wird.

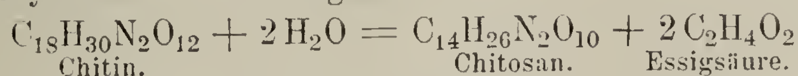
Das einzige festgestellte Polysaccharid des Tierkörpers ist

Glykogen $(C_6H_{10}O_5)_x$, Bestandteil der Leber, der Muskeln, und, wie es scheint, sämtlicher embryonalen Organe, in Wasser mit Opaleszenz wenig löslich, dem Dextrin in der rotbraunen Jodreaktion und der starken Rechtsdrehung (+ 203 bis 226) am nächsten stehend, durch Säuren in Traubenzucker, durch Enzyme in Maltose übergehend.

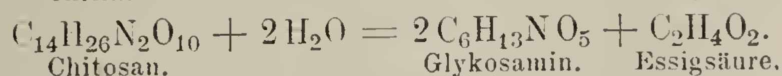
Anhang: Stickstoffhaltige Glykoside.

1) *Tierisches Gummi* hat man eine aus Muzinen durch Alkalispaltung erhaltene Substanz genannt, weil sie dem pflanzlichen Gummi ähnlich ist. Sie ist aber stickstoffhaltig und scheint ein Anhydrid des Glykosamins (S. 102) zu sein, welches durch Säurespaltung daraus zu gewinnen ist.

2) *Chitin* $C_{18}H_{30}N_2O_{12}$, Hauptbestandteil des äußeren Gerüstes der Artikulaten, welcher mit Säuren sich in Chitosan $(C_{14}H_{26}N_2O_{10})$ und Essigsäure spaltet. Das Chitosan zerfällt weiter in Glykosamin und Essigsäure.



$$\underset{\text{Chitin.}}{C_{18}H_{30}N_2O_{12}} + 2\,H_2O = \underset{\text{Chitosan.}}{C_{14}H_{26}N_2O_{10}} + \underset{\text{Essigsäure.}}{2\,C_2H_4O_2}$$



$$\underset{\text{Chitosan.}}{C_{14}H_{26}N_2O_{10}} + 2\,H_2O = \underset{\text{Glykosamin.}}{2\,C_6H_{13}NO_5} + \underset{\text{Essigsäure.}}{C_2H_4O_2}.$$

3) *Protagon* (Liebreich), ein im Nervenmark enthaltenes phosphorhaltiges Glu-

kosid, von ähnlicher Beschaffenheit wie das Zerebrin, beim Kochen mit Baryt die Zersetzungsprodukte des Lezithins liefernd (S. 92). Von einigen wird es als Gemenge von Zerebrin und Lezithin betrachtet.

4) *Zerebrin*, nach Parcus ein Gemenge von drei verschiedenen Körpern, Bestandteil der Nervensubstanz, leichtes weißes Pulver, in kaltem Wasser unlöslich, in heißem kleisterartig aufquellend, in heißem Alkohol löslich. Wird durch Baryt nicht gespalten, durch Kochen mit Säuren liefert es einen linksdrehenden, nicht gärungsfähigen Zucker, die übrigen Spaltungsprodukte sind unbekannt.

Neben dem Zerebrin, dessen Formel zu $C_{70}H_{140}N_2O_{13}$ angegeben wird, ist auch ein Homozerebrin oder Kerasin (Thudichum) dargestellt.

5) *Jekorin*, ein noch wenig bekannter S- und P-haltiger Stoff der Leber (Drechsel), auch in Milz, Muskeln, Gehirn, neben Lezithin vorkommend (Baldi).

E. Proteinsubstanzen.

Den vorherrschenden (*πρῶτος*) Teil der organischen Substanz in den Geweben und vielen Flüssigkeiten machen die eiweißartigen Verbindungen aus, welche hier gesondert betrachtet werden, obwohl sie zur Gruppe C. gehören. Sie enthalten die Elemente C, N, H, S, O, und zwar in folgenden Grenzen der Prozentzahlen: C 51,5—53,5, H 6,5—7,3, N 15,0—16,7 (Histone bis 19,8), S 0,5—2,3, O 21,5—24,0. Eine Formel läßt sich jedoch für keine derselben angeben, teils wegen der großen Schwierigkeiten der Reindarstellung, teils weil bei dem enormen Molekulargewicht (selbst bei den einfacheren auf mindestens 5000 geschätzt) die Analyse für Berechnung einer Formel keine Sicherheit bietet. Infolge des hohen Molekulargewichtes gehören sie, soweit überhaupt löslich, zu den Kolloiden (**23**, **30**) und diffundieren nicht oder kaum durch tierische Membranen. Nur sehr wenige kommen in krystallisiertem Zustande vor, größtenteils in Pflanzen; indes sind auch tierische Eiweißarten aus salzhaltigen Lösungen krystallinisch gewonnen worden.

Die in Wasser oder verdünnten Salzlösungen löslichen Eiweißkörper werden durch Neutralsalze aus ihren Lösungen ausgefällt („ausgesalzen"), ebenso durch Alkohol. Längere Einwirkung des letzteren hebt die Löslichkeit in Wasser auf. Die unlösliche oder koagulierte Modifikation entsteht auch durch Hitze und durch Fermentwirkungen. Durch Säuren und Alkalien entstehen Umwandlungsprodukte (s. unten).

Bei den verschiedenen Arten oxydativer und hydrolytischer Spaltungen (durch Säuren, Alkalien, Verdauungsenzyme, Fäulnisbakterien) liefern die Eiweißkörper direkt oder stufenweise so konstant gewisse Produkte, daß dieselben als im Eiweißmolekül vorgebildet angesehen werden dürfen; so von Aminosäuren: Glykokoll bis Leuzin, Asparaginsäure und Glutaminsäure, Ornithin (aus Arginin), Lysin und Histidin (die drei letzteren auch als „Hexonbasen" bezeichnet, Kossel), ferner Zystin; von aromatischen Substanzen Phenylalanin, Tyrosin, Skatolaminoessigsäure; endlich die Kohlehydratgruppe, hauptsächlich als Glykosamin, vielleicht auch die Pyrrolidinkarbonsäure,

möglicherweise als sekundäres Spaltungsprodukt des Ornithins. Nach neueren Angaben scheint auch die Seringruppe eine wesentliche Komponente zu sein. Die Kohlehydratgruppe kann fehlen, ohne daß der Eiweißcharakter verloren geht. Die quantitativen Verhältnisse dieser Komponenten sind sehr verschieden; den sog. Albuminoiden fehlen manche ganz, so liefert Leim weder Tyrosin noch Skatolaminoessigsäure.

Die genannten Spaltungsprodukte bedingen gewisse Reaktionen des Eiweißmoleküls, von denen folgende hier anzuführen sind: 1) Die Xanthoproteinsäurereaktion, eine Gelbfärbung durch konzentrierte Salpetersäure in der Wärme, welche durch Uebersättigen mit Alkalien in Orange übergeht; sie rührt von einer aromatischen Gruppe her. 2) Die Millon'sche Reaktion, eine Rotfärbung beim Erhitzen mit Quecksilber und Salpetersäure, oder mit Merkurinitrat bei Gegenwart salpetriger Säure; herrührend von Phenolkörpern (Tyrosin). 3) Die Reaktion von Adamkiewicz, Violettfärbung durch konzentrierte Schwefelsäure und Eisessig, infolge von Glyoxylsäuregehalt (S. 97) des letzteren, rührt von der Skatolaminoessigsäuregruppe (Tryptophan, S. 94) her. 4) Die Ausscheidung von schwarzem Bleisulfid durch Erhitzen mit alkalischer Bleioxydlösung, von der Zystingruppe herrührend. 5) Von der Kohlehydratgruppe rührt her, durch intermediäre Bildung von Furfurol (vgl. S. 101), die Violettfärbung beim Erhitzen mit α-Naphthol und konzentrierter Salzsäure. 6) Durch die Hexonbasen ist wahrscheinlich bedingt eine Anzahl Fällungen durch sog. Alkaloidreagentien (Essigsäure mit Ferrozyankalium, Phosphorwolframsäure, Pikrinsäure, Jod in Jodkalium). 7) Die Biuretreaktion, eine Rot- oder Violettfärbung durch Natron und wenig Kupfersulfat, welche auch das Biuret (S. 96) gibt, läßt den Schluß zu, daß die Aminosäuren im Eiweiß durch eine säureamidartige Bindung mit einander verknüpft sind (Hofmeister), zumal Verbindungen dieser Art synthetisch hergestellt sind (Di- und Polypeptide von E. Fischer) und eine ähnliche, das Glyzylalanin, als Spaltungsprodukt gefunden ist (Fischer).

Wie die Aminosäuren bilden auch die Eiweißkörper sowohl mit Säuren wie mit Basen Salze; ob solche im Tierkörper vorgebildet sind, ist streitig; die Basen der Eiweißasche könnten von solchen Verbindungen herrühren. Die Salze mit Schwermetallen sind meist unlöslich und die Ursache der in Eiweißlösungen durch solche hervorgebrachten Niederschläge.

Bei dem Reichtum an asymmetrischen C-Atomen ist es begreiflich, daß die Eiweißkörper optisch aktiv sind. Die meisten drehen, und zwar in sehr verschiedenem Grade, nach links, einige aber (Hämoglobin, Nukleoproteide, Gamgee) nach rechts.

Die Eiweißkörper entstehen synthetisch in den Pflanzen (S. 4), werden jedoch im Tierkörper wesentlich umgebildet, wobei auch synthetische Prozesse eine Rolle spielen müssen. Wieweit aber der Tierkörper imstande ist, Eiweißmoleküle aus Spaltungsprodukten aufzubauen, ist noch unentschieden. Andrerseits ist auch die mit dem Stoffumsatz verbundene Zersetzung des Eiweißmoleküls noch dunkel. Das hauptsächlich zur Ausscheidung gelangende Endprodukt derselben, der Harnstoff, entsteht der Hauptmenge nach erst synthetisch aus den eigentlichen Endprodukten Ammoniak und Kohlensäure

(s. Kap. X); vielleicht entsteht jedoch ein Teil des Harnstoffs direkt durch Spaltung aus Arginin. Auch bei der fast sicher stattfindenden Bildung von Glykogen und Fett aus Eiweiß sind Synthesen im Spiel.

Die Eiweißkörper können vorläufig nur nach mehr äußerlichen Eigenschaften (Löslichkeit u. dgl.) gruppiert werden.

1. Eigentliche Eiweißkörper.

1) *Albumine*, in Wasser löslich, durch Ammonsulfat aussalzbar, nicht durch Natriumchlorid oder Magnesiumsulfat, nicht fällbar durch Säuren und Alkalien, relativ reich an Schwefel (1,6—2,2 %). Die Hauptarten, krystallinisch dargestellt, sind:

a. Serumalbumin, sehr verbreitet, Hauptbestandteil des Blutserums. Die salzfreie Lösung fängt bei 50° an zu gerinnen, d. h. in die koagulierte Modifikation (S. 104) überzugehen, und gerinnt vollständig erst bei 72—75°; $\alpha = -61$.

b. Ovalbumin, Hauptbestandteil des Hühnereiweißes (daneben ein nicht krystallisierendes Albumin), koaguliert bei 60—64°; $\alpha = -30{,}7$. Hat viel beträchtlicheren Gehalt an Kohlehydratgruppen als das vorige.

c. Laktalbumin, in der Milch enthalten, Gerinnungstemperatur ähnlich wie bei Serumalbumin; $\alpha = -36{,}7$.

2) *Globuline*, unlöslich in Wasser, dagegen löslich in verdünnten Neutralsalzlösungen, werden durch viel Wasser ausgefällt. In schwach alkalischen Lösungen werden sie selbst durch Kohlensäure gefällt. Leichter als die Albumine aussalzbar. Hierher gehören:

a. Fibrinogen, Bestandteil des Blutplasmas (Kap. VIII), der am leichtesten aussalzbare Eiweißkörper.

b. Serumglobulin, in Blut, Lymphe, Transsudaten, wohl auch in Milch vorkommend; koaguliert bei 69—76°, scheint aus mehreren Globulinen zu bestehen.

c. Myosin oder Paramyosinogen, im Muskelplasma, koaguliert bei 44—50°, geht spontan in Myosinfibrin über.

d. Myogen oder Myosinogen, ebenfalls im Muskelplasma, in größerer Menge als das vorige, koaguliert bei 55—65°. Es steht zwischen den Albuminen und Globulinen, ist schwer aussalzbar, geht spontan in das dem vorigen ähnliche lösliche Myogenfibrin über, welches bei 30—40° koaguliert.

3) *Histone*, basische Eiweißstoffe von hohem N-Gehalt, im Organismus an saure Atomkomplexe gebunden, geben durch Spaltung besonders reichlich Hexonbasen (S. 104), in geringen Mengen Tyrosin und Kohlehydrat. Gewonnen aus Nukleohiston, unreifem Fischsamen etc., in welch letzterem sie wahrscheinlich die Vorstufe der Protamine (S. 108) sind. Zu den Histonen gehört auch die als Globin bezeichnete Eiweißkomponente des Hämoglobins.

2. Nähere Umwandlungsprodukte der eigentlichen Eiweißkörper.

1) *Azidalbumine* (Säurealbuminate, Syntonine), entstehen durch Einwirkung von Säuren, sind in Wasser und Salzlösungen unlöslich, in verdünnten Säuren und Alkalien löslich und durch Neutralisation wieder fällbar.

2) *Alkalialbuminate*, entstehen bei Mischung konzentrierter Eiweißlösungen mit starken Alkalien als Gallerte, wobei NH_3, zuweilen auch H_2S sich abspalten. Aus alkalischen Lösungen werden sie durch Neutralisation gefällt. Sie treiben aus Karbonaten Kohlensäure aus, sind also schwache Säuren (daher auch Albuminsäuren genannt).

3) *Fibrin*, ein aus Fibrinogen (s. oben) durch ein Ferment entstehender unlöslicher Eiweißkörper (s. Kap. VIII), löslich in einigen Salzlösungen.

4) *Myogenfibrin* und *Myosinfibrin*, analoge Bildungen aus dem Myogen und Myosin (s. oben), wahrscheinlich ebenfalls durch eine Fermentwirkung.

3. Erste Spaltungsprodukte der Eiweißkörper.

Sie entstehen durch hydrolytische Einflüsse vor der tieferen Spaltung, namentlich durch die Verdauungsenzyme, und haben mit den Eiweißstoffen noch viele Reaktionen gemeinsam, jedoch ein kleineres Molekül, werden durch Hitze, zum Teil auch durch Alkohol nicht koaguliert. Die Peptone sind sogar diffusionsfähig.

1) *Albumosen*, noch aussalzbar, und nach den Fällungsgrenzen gegenüber Neutralsalzen in primäre und sekundäre einteilbar, welche jedoch anscheinend nicht aus einander, sondern nebeneinander entstehen.

2) *Peptone*, aus den Albumosen hervorgehend, nicht mehr aussalzbar, geben aber noch die Biuretreaktion.

Von den durch fraktionierte Fällungen isolierbaren Albumosen und Peptonen zeichnen sich einzelne durch besonderen Reichtum an gewissen Eiweißkomponenten aus. So hat von den primären Albumosen die „Heteroalbumose“ viel Hexonbasen, wenig Tyrosin und Tryptophan, viel Leuzin und Glykokoll, dagegen die „Protalbumose“ reichlich Tyrosin und Tryptophan, wenig die drei anderen Stoffe. Von den sekundären kann eine viel Zystin gebende als „Thioalbumose“, eine viel Kohlehydrat liefernde als „Glykoalbumose“ bezeichnet werden.

In den Peptonen ist das Molekulargewicht schon auf 250—300 reduziert (in einzelnen Albumosen noch über 3000); sie bilden den Uebergang zu den Di- und Polypeptiden (S. 105). Für zwei Trypsin-Peptone ist die Formel festgestellt (Siegfried): α-Pepton $C_{10}H_{17}N_3O_5$, spaltet sich in Lysin und Asparaginsäure; β-Pepton $C_{11}H_{19}N_3O_5$, liefert Lysin und Glutaminsäure.

4. Eiweißähnliche Stoffe oder Albuminoide.

Hierher gehören eine Anzahl Gewebsbestandteile, welche in ihrer vielkernigen Konstitution und ihrem kolloiden Verhalten den Eiweißkörpern ver-

wandt sind, aber sich (vgl. S. 104f.) durch Mangel oder starke Vertretung gewisser Kerne auszeichnen.

1) *Glutin, Leim* erhält man aus den meisten Bindesubstanzen (Knochen, Faserknorpel, Sehnen, Häute) durch Kochen mit Wasser. Der Leim quillt in kaltem Wasser gallertig auf, beim Erwärmen entsteht eine Lösung, die beim Erkalten wieder gelatiniert. Bei anhaltendem Kochen wird er zu ungelatinierbarem Leimpepton gespalten, welches auch bei der Verdauung entsteht. Liefert reichlich Leuzin und Glykokoll, dagegen fehlt die Tyrosin-, Tryptophan-, Zystin- und Kohlehydratgruppe.

2) *Kollagen* wird die leimgebende Substanz der Bindegewebe genannt, wahrscheinlich ein Anhydrid des Glutins.

3) *Serizin, Seidenleim*, Bestandteil der Seide.

4) *Fibroin*, Hauptbestandteil der Seide, löslich in konzentrierten Säuren und Alkalien.

5) *Elastin*, der Rückstand des Bindegewebes nach Extraktion alles Löslichen, die Substanz der elastischen Einlagerungen. Unlöslich in allen nicht zersetzend wirkenden Agentien. Es fehlt die Glutaminsäure- und die Kohlehydrat-, wahrscheinlich auch die Zystingruppe.

6) *Keratin, Hornstoff*, der Rückstand der sogenannten Horngewebe nach Extraktion mit Aether, Alkohol, Wasser und Säuren. Eine nur in heißen Alkalien lösliche, in kalten quellende Substanz. Liefert besonders viel Tyrosin, Glutaminsäure und namentlich Zystin.

7) *Neurokeratin*, eine keratinartige Substanz im Nervengewebe.

Hier können angereiht werden die

8) *Protamine*, basische Körper mit 25—30 % N, finden sich an Nukleinsäuren gebunden im Fischsamen (Salmin, Klupein etc.). Sie stehen den Histonen am nächsten, und liefern bei der Spaltung besonders Hexonbasen.

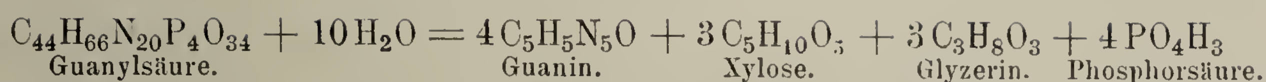
5. Proteide.

Sie geben bei hydrolytischer Spaltung einen Eiweißstoff neben einer andern Gruppe.

1) *Hämoglobin* und dessen Gasverbindungen (Kap. VIII), spaltbar in Hämochromogen, resp. Hämatin, und ein Histon, das Globin (S. 106).

2) *Nukleoproteide*, Bestandteile des Zellkerns und wohl auch des Protoplasmas, haben Säurecharakter und sind aus alkalischen Lösungen durch Salzsäure fällbar; sie sind spaltbar in eine Nukleinsäure und einen Eiweißkörper (ist dieser ein Histon, so heißen sie Nukleohistone); bei der Verdauung liefern sie Albumosen und Nukleine (Nukleoproteide von kleinerem Molekül). Die Nukleinsäuren liefern bei der weiteren Spaltung Phosphorsäure und Purinbasen, manche auch Pyrimidinkörper, Pentosen und Glyzerin.

Von den Nukleinsäuren ist zu erwähnen die Guanylsäure, aus dem Nukleoproteid des Pankreas, deren Formel und Spaltung ist (Bang):



$$\underset{\text{Guanylsäure.}}{C_{44}H_{66}N_{20}P_4O_{34}} + 10\,H_2O = \underset{\text{Guanin.}}{4\,C_5H_5N_5O} + \underset{\text{Xylose.}}{3\,C_5H_{10}O_5} + \underset{\text{Glyzerin.}}{3\,C_3H_8O_3} + \underset{\text{Phosphorsäure.}}{4\,PO_4H_3}$$

Wahrscheinlich ist auch eine Nukleinsäure die

Inosinsäure $C_{10}H_{13}N_4PO_8$, welche beim Kochen mit Wasser Hypoxanthin liefert.

3) *Paranukleoproteide* (auch Phosphorproteide, Nukleoalbumine genannt), enthalten neben dem Eiweißmolekül eine Paranukleinsäure, d. h. eine von Purinbasen freie phosphorhaltige Säure; ebenfalls in Alkali löslich und durch Säure fällbar. Die neutralen Lösungen koagulieren nicht durch Hitze. Hierher gehören u. a.

Kasein der Milch; der Eiweißkomplex hat keine Kohlehydratgruppe; koaguliert, außer durch Säuren, auch durch Labferment.

Vitellin, in Eidotter mit Lezithin verbunden, ferner

Nukleoalbumin der Galle, Ichthuline aus Fischeiern.

4) *Glykoproteide*, Verbindungen von Eiweißkörpern mit einem (wahrscheinlich azetylierten) Kohlehydratkomplex, welcher beim Kochen mit Säuren als Glykosamin abgespalten wird. Hierher gehört

Muzin, durch Essigsäure fällbarer Bestandteil der schleimigen Sekrete, ist die Ursache ihrer fadenziehenden Beschaffenheit; auch Bestandteil des Bindegewebes, besonders des fötalen (WHARTON'sche Sulze).

Mukoide, ähnliche Stoffe aus Zystenflüssigkeiten (Paralbumin) und anderen pathologischen Ergüssen.

5) *Chondroproteide*, Verbindungen von Leim, resp. Eiweißkörpern mit Chondroitinschwefelsäure, im Knorpel und in der pathologischen Amyloidsubstanz vorkommend.

Die Chondroitinschwefelsäure $C_{18}H_{27}NSO_{17}$ ist eine esterartige Verbindung von Schwefelsäure mit Chondroitin $C_{18}H_{27}NO_{14}$, welches weiter in Essigsäure und Chondrosin spaltbar ist, eine Glykosamin abspaltende Kohlehydratverbindung, ähnlich wie in den Glykoproteiden.

6. Enzyme.

Als Enzyme bezeichnet man chemische Substanzen, welche durch ihre Gegenwart Umsetzungen bewirken, ohne in die sich bildenden Stoffe selbst einzugehen und dabei verbraucht zu werden; ihre Menge ist nur für die Geschwindigkeit der Umsetzung von Bedeutung. Diese Wirkungen werden auch als fermentartig bezeichnet, die Bezeichnung Fermente wird aber den Organismen von analogem Einflusse vorbehalten, deren Wirkung also durch Abtötung (Hitze, Gifte) beseitigt wird. Die tierischen Enzyme bewirken größtenteils hydrolytische Spaltungen, sind chemisch wenig bekannt, scheinen aber der Eiweißgruppe verwandt zu sein. Ihr hohes Moekulargewicht gibt sich u. a. dadurch zu erkennen, daß sie durch voluminöse Niederschläge, Tierkohle u. dgl. aus ihren Lösungen niedergerissen werden. Ihre Wirkung ist von der Temperatur abhängig und hat meist ein Optimum nahe der Körpertemperatur. Trocken können sie weit über 100° erhitzt werden, ohne ihre Wirksamkeit zu verlieren. Von manchen sind Vorstufen (Profermente, Zymogene) bekannt,

aus welchen sie durch Spaltung erhalten werden können. Folgende Enzymarten können unterschieden werden:

1) *Zuckerbildende* oder *Diastasen*, welche Stärke, Glykogen u. s. w. in Zucker spalten, im Speichel, Pankreassaft, in der Leber und in vielen anderen Organen.

2) *Zuckerspaltende* oder *Invertasen* (S. 102), in der Darmschleimhaut gefunden.

3) *Fettzerlegende* oder *Lipasen*, welche neutrale Fette in Glyzerin und Fettsäure spalten, im Pankreassaft.

4) *Eiweißkörper spaltende*, welche koagulierte und gelöste Eiweißkörper in Albumosen, Peptone, zum Teil weiter in Leuzin, Tyrosin etc. spalten, im Magensaft (Pepsin), Pankreassaft (Trypsin) und in der Darmschleimhaut (Erepsin); s. unter Verdauung.

5) *Eiweißkörper koagulierende Enzyme,* nämlich

α. *Fibrinferment* oder *Fibrinase* s. beim Blute.

β. *Labfermente*, s. unter Milch und Verdauung.

Erster Abschnitt.

Die Bewegungsorgane und die tierische Bewegung.

Erstes Kapitel.

Die Zelle und ihre Funktionen.*)

Geschichtliches. Nachdem SCHLEIDEN 1838 die Zelle als den anatomischen Elementarbestandteil der Pflanzen erkannt hatte, dehnte SCHWANN 1838 diese Erkenntnis auf den Tierkörper aus. Die anfangs herrschende Vorstellung, daß die Zelle eine von einer Membran umschlossene Blase sei, eine Vorstellung, auf welche sich der Name Zelle gründet, wurde teils durch das Studium niederer, einzelliger, kontraktiler Organismen (DUJARDIN u. A.), teils durch die histologischen Untersuchungen von LEYDIG, MAX SCHULTZE u. A. beseitigt. Den großen Schritt, die Zellen als die lebendigen Elementarorganismen zu betrachten, welcher durch die Erkenntnis kontraktiler Zellen im höhereren Organismus (farblose Blutkörper u. dgl.) eingeleitet war, machte BRÜCKE 1861. Einer der größten Fortschritte wurde weiterhin durch die Entdeckung der Kernteilungserscheinungen (FLEMMING u. A.) und der Kopulationsvorgänge bei der Befruchtung des Eies (Gebr. HERTWIG, FOL) herbeigeführt. Wichtige experimentelle Beiträge zu der Frage nach der vitalen Bedeutung des Zellkerns lieferten NUSSBAUM, A. GRUBER, BOVERI und viele Andere. Ueber den physiologischen Wert der Bemühungen der Physiker (M. TRAUBE, G. QUINCKE u. A.), künstliche Zellen hervorzubringen und gewisse Zellerscheinungen nachzuahmen, läßt sich noch kein abschließendes Urteil geben.

Die Protoplasmabewegungen der Pflanzenzellen wurden von B. CORTI 1772 an Chara, 1827 von MEYEN an Vallisneria und 1831 von ROB. BROWN an Tradescantia entdeckt. Die Bewegung der Amöben entdeckte RÖSEL VON ROSENHOF 1755, die Proto-

*) Das Kapitel über die Zelle mußte hier eingefügt werden, obwohl die Bewegung nur eine, und wahrscheinlich nicht die wichtigste der zahlreichen Zellfunktionen ist.

plasmabewegung und Körnchenströmung der Rhizopoden Dujardin 1835. Bewegung freier Zellen in höheren tierischen Organismen wurde zuerst 1846 von Wharton Jones an den farblosen Blutkörpern der Rochen beobachtet, dann 1850 von Davaine an denjenigen des Menschen. Später wurden diese Bewegungen namentlich von Lieberkühn, Häckel, M. Schultze (heizbarer Objekttisch 1865) und an den Wanderzellen des Bindegewebes von v. Recklinghausen und Kühne untersucht.

Die Flimmerbewegung wurde 1683 von de Heide an den Kiemen der Muscheln zuerst gesehen und dann von verschiedenen Beobachtern das mannigfache Vorkommen in der Tierreihe aufgefunden. Die wichtigste zusammenfassende Darstellung ist die von Purkinje & Valentin 1835. Ueber die Entdeckung der Samenkörperbewegung s. unter Zeugung.

I. Morphologisches.

Die anatomische Untersuchung und die Entwicklungsgeschichte des Organismus lehren, daß alle Gewebe aus Zellen bestehen und von einer einzigen Zelle abstammen. Alle Bestandteile, welche nicht den Zellen selbst angehören, entstehen aus letzteren durch Absonderung, oder durch Veränderungen von Zellkörpern selbst.

Alle Funktionen des Organismus und seiner Teile lassen sich auf Funktionen der Zellen selbst zurückführen. Am direktesten aber lassen sich die Funktionen der Zelle an einzelligen Organismen erkennen, wie sie auf der niedersten Stufe der pflanzlichen und tierischen Organisation vielfach vorkommen. Der Gang der Forschung ist aber vielfach der umgekehrte gewesen; zahlreiche Funktionen sind weit früher an den verwickelten Zellkomplexen, welche die höheren Organismen darstellen, erkannt und näher ergründet worden, als an den einfachsten Geschöpfen, an welchen sie oft nur rudimentär entwickelt sind.

An der Zelle unterscheidet man den Zellleib oder Zellkörper, welcher aus einer weichen, fast stets körnigen, Substanz von halbflüssigem Aggregatzustand, dem Protoplasma, besteht, und den Zellkern, einen in das Protoplasma an irgend einer Stelle eingebetteten Körper von meist komplizierter Struktur. Diese beiden Bestandteile sind für das Leben der Zelle wesentlich und unentbehrlich. Außerdem haben viele Zellen eine kapselartige Hülle oder Membran, welche indessen anscheinend keine primäre funktionelle Bedeutung hat.

Die Gestalt des meist mikroskopisch kleinen Zellkörpers ist ungemein verschieden, je nach Tierart, Gewebe und vor allem Entwicklungsphase. Als Urgestalt, welche die meisten Zellen im Entstehungszustande zeigen, kann die Kugel betrachtet werden, welche bei dichter Zusammendrängung vieler Zellen durch Abplattung oft in polyedrische Formen

übergeht. Im Laufe ihres Lebens gehen viele Zellen von der Kugelform in Zylinder, Ellipsoide, Spindelformen oder durch Auswachsen in einzelnen Richtungen in sternartige Formen über. Weniger mannigfach sind die Gestalten des Kernes, bei welchem Kugel-, Spindel- und Stabform überwiegen.

Das Protoplasma zeigt häufig außer den meist vorhandenen zahlreichen eingelagerten Körnchen von sehr verschiedener Zahl und Feinheit entschiedene Strukturen, am häufigsten in Gestalt netzförmiger Stränge von anscheinend dichterer, und anders aussehende Körner enthaltender Substanz. Oft finden sich auch blassere Einschlüsse, sog. Vakuolen, welche anscheinend dünnere Flüssigkeit enthalten.

Der Kern (Nukleus) ist mindestens als ein Körper vorhanden, oft aber in der Mehrzahl. Zellen, welche anscheinend kernlos sind, werden häufig so aufgefaßt, daß der Kern nur in multiple Körper verteilt ist, welche von gewöhnlichen Protoplasmakörnern schwer zu unterscheiden sind. Fast stets kann man schon durch einfachen Anblick, besser aber durch gewisse Farbstoffe (Hämatoxylin, Karmin) zwei Substanzen im Kerne unterscheiden: eine nicht färbbare (achromatische) Grundsubstanz und eine leicht färbbare (chromatische) Substanz, welche Stränge, Fäden oder Netze zu bilden pflegt. Eine Kernmembran ist häufig vorhanden. Fast stets enthält der Kern ein oder mehrere runde, stark lichtbrechende, färbbare Gebilde, die Kernkörper (Nucleoli).

Das hier Gesagte bezieht sich wesentlich auf die noch jungen, in der Regel von einander gut isolierten Zellen. In den Geweben sind die Zellen oft derartig metamorphosiert, daß sie überhaupt schwer als solche zu erkennen sind; ihr Inhalt kann sich z. B. zu der quergestreiften Substanz der Muskelfasern entwickeln, in welcher überdies die ursprünglichen Grenzen der aneinander gereihten Zellen meist nicht mehr erkennbar sind, und nur noch die Kerne die Zellindividuen andeuten.

II. Die Lebenserscheinungen der Zelle.

Alle in der Einleitung S. 3 angeführten Lebenserscheinungen lassen sich mehr oder weniger deutlich auch an der Zelle beobachten. Das genauere Studium stößt hier allerdings vielfach auf solche Schwierigkeiten, daß es nicht zum Ziele führen würde, wenn nicht vorher die Erscheinungen an verwickelteren Gebilden vielfach untersucht worden wären. Indem auf die betr. Kapitel verwiesen wird, soll daher hier nur dasjenige betrachtet werden, was am besten an der Zelle selbst mikroskopisch zu beobachten ist.

1. Lebenserscheinungen.

a. Bewegungen des Zellkörpers selbst.

Zahlreiche ein- oder wenigzellige Organismen, sowohl nackte wie in Panzerhüllen eingeschlossene (Amöben, Rhizopoden, Myxomyzeten, Infusorien) zeigen lebhafte Formveränderungen, welche teils in Aussendung und Wiedereinziehung von Fortsätzen, teils (bei länglichen Formen) in Biegungen und Streckungen, Verlängerungen und Verkürzungen bestehen. Meist bezeichnet man diese Bewegungsform, namentlich die der ersteren Art, als Amöboidbewegung. Durch dieselben können diese Geschöpfe, indem sie sich mittels ausgesandter Fortsätze festhalten und nachziehen, ihren Ort wechseln (daher werden die Fortsätze auch Scheinfüße oder Pseudopodien genannt), außerdem aber an die Fortsätze sich anklebende Partikel in ihr Protoplasma hineinziehen und sich dadurch ernähren. Die Fortsätze können sich bei manchen Geschöpfen in äußerst lange und feine Fäden ausziehen, welche sich sogar verzweigen, und welche zuweilen den Körper nach allen Richtungen als radiale Strahlen umgeben; bei Panzertieren werden sie durch Löcher des Panzers herausgestreckt. Amöboide Bewegung zeigen bei höheren Tieren namentlich die unter dem Namen Leukozyten zusammengefaßten farblosen Blutkörper, Lymph-, Eiterkörper, die beweglichen Bindegewebszellen, wenigstens bei günstigen Temperaturen: die farblosen Blutkörper der Warmblüter muß man mit einem heizbaren Objekttisch auf Körpertemperatur bringen.

Diese Bewegungen werden durch die Temperatur stark beeinflußt; sie können nur in einem gewissen Bereiche, etwa 0 bis 40° bestehen, und werden in der Wärme lebhafter. Die obere Grenztemperatur sistiert die Bewegung bei kurzer Einwirkung nur vorübergehend, bei längerer für immer (Wärmestillstand, Wärmestarre).

Die Bewegungen hören beim Absterben der betr. Gebilde auf; die Lebensbedingungen werden später erörtert werden.

Sie sind meist automatisch, d. h. unabhängig von Nerven, welche diesen Gebilden überhaupt fehlen. Nur bei gewissen festliegenden leukozytenartigen Zellen ist Nerveneinfluß behauptet worden, und bei den Pigmentzellen der Amphibienhaut sicher vorhanden, ja es scheint hier kontrahierende und erschlaffende Nerven zu geben. Künstliche Reize bewirken meist allgemeine Kontraktion mit Annäherung an die Kugelform unter Einziehung der Ausläufer; als solche wirken elektrische Stromesschwankungen, Temperaturänderungen, Zerrung, Druck, chemische Einflüsse.

Konstante Ströme wirken auf in Wasser suspendierte Protoplasmen (Amöben etc.) oft polar verschieden (Kühne, Verworn), und zwar zuweilen an der Anode reizend, an der Kathode erschlaffend. Mehrfach wird angenommen, daß sowohl eine kontraktorische als eine expansorische Erregung stattfindet (Verworn); jedoch könnte hier eine in der Muskelphysiologie (S. 143) anzuführende physikalische Stromwirkung beteiligt sein. Die Pseudopodien desselben Individuums konfluieren häufig, nie aber diejenigen verschiedener (Jensen, Penard).

Ueber reizartige Wirkung verschiedener Umstände existieren allerlei Beobachtungen, besonders an frei beweglichen Lebewesen, deren Bewegungsrichtung durch solche Umstände beeinflußt wird, indem sie irgend ein Objekt mit Vorliebe aufsuchen oder fliehen. So wirken Gasblasen von Sauerstoff oder Kohlensäure, Orte höherer oder geringerer Konzentration, wärmere oder kältere Stellen, hellere oder dunklere, resp. mit verschiedenen Farben beleuchtete Orte, rauhe Oberflächen, eingetauchte Anoden und Kathoden. Nicht sehr glücklich bezeichnet man diese Elektionen als positive resp. negative Chemotaxis, Thermotaxis, Phototaxis, Thigmotaxis, Galvanotaxis; denn diese Worte erwecken den Anschein eines tieferen Prinzips, während es sich doch wahrscheinlich nur um sehr indirekt vermittelte Einwirkungen handelt.

Die sternförmigen Pigmentzellen (Chromatophoren) in der Haut der Amphibien und anderer Tiere sind kontraktil; je ausgebreiteter ihre Fortsätze, um so dunkler, je mehr eingezogen, um so heller wird die Haut. Hierauf beruht die große Variabilität der Hautfarbe dieser Tiere. Lähmungszustände des Tieres bewirken Ausbreitung der Fortsätze und Dunkelwerden der Haut, erstere ist also anscheinend der Ruhezustand. Reizung der Zentra oder Hautnerven bewirkt häufig Kontraktion und Hellwerden (Brücke, v. Wittich u. A.), ebenso Sauerstoffmangel (Lister, Biedermann). Das Licht, welches bei manchen die gleiche Wirkung hat, — Chamäleonen werden im Gegenteil im Dunkeln hell (Brücke), ebenso Froschlarven (Hermann) — wirkt teils reflektorisch, teils direkt ein (Bimmermann, Dutartre, Steinach). Die einzelnen Farben wirken verschieden intensiv.

b. Bewegungen innerhalb des Protoplasmas und seiner Ausläufer.

Hierher gehören folgende Erscheinungen, welche hier nur flüchtig berührt werden können:

1) Körnerströmung. In der Randzone der feinen Pseudopodien der Rhizopoden, sowie in den Protoplasmasträngen, welche manche Pflanzenzellen durchziehen (Staubfadenhaare von Tradeskantia), sieht man gröbere oder feinere Körnchen in bestimmten Richtungen sich fortbewegen.

2) Gleitbewegung. An manchen Gebilden sieht man die oberflächliche körnerfreie Protoplasmaschicht über den Inhalt in bestimmter Richtung dahingleiten, was zur Fortbewegung des ganzen Gebildes führen kann.

3) Molekularbewegung. Die Körner mancher Protoplasmen, z. B. der Speichelkörper des Menschen, sind in beständiger tanzender Bewegung begriffen, welche an die Molekularbewegung fein verteilter

lebloser Partikel erinnert (Schwefelmilch, Kügelchen der Tiermilch), aber an den Lebenszustand gebunden ist.

c. Bewegung von Zellanhängen, Flimmerbewegung.

Viele Zellen sind an ihrer ganzen Oberfläche, oder an einem Teile derselben, nämlich dem freiliegenden, dicht mit feinen Haaren (Wimpern, Zilien) besetzt, welche in unaufhörlicher schwingender Bewegung begriffen sind; diese Bewegung heißt Flimmer- oder Wimperbewegung. Die ganze Körperoberfläche flimmert bei vielen einzelligen Infusorien (z. B. Paramaecium). Bei vielzelligen Tieren flimmert zuweilen ebenfalls die ganze Oberfläche, weil die oberflächlichen Zellen an ihrer freien Fläche mit Wimpern besetzt sind (z. B. Froschlarven kurz vor und nach dem Ausschlüpfen), oder es zeigen sich flimmernde Stellen an bestimmten Organen (z. B. an der Mundöffnung der Rädertiere). Bei höheren Tieren findet sich die Flimmerbewegung auf gewissen Schleimhäuten; so beim Frosch auf der Rachenschleimhaut, beim Menschen 1) auf der ganzen Respirationsschleimhaut mit ihren direkten Fortsetzungen, d. h. Nasenschleimhaut (mit Ausnahme der Regio olfactoria), Nebenhöhlen der Nase, Tränenkanal und Tränensack; Cavum pharyngonasale, Tuba und Paukenhöhle; Kehlkopf (mit Ausnahme der Stimmbänder), Luftröhre, Bronchien (bis an die Alveolen); 2) auf der inneren Genitalschleimhaut, nämlich Uterus, Tuben, Parovarium; Epididymis. Die Zilien verhalten sich bei der Bewegung anscheinend nur passiv, sie werden vom Zellkörper aus ruderartig bewegt.

Die flimmernden Objekte werden entweder selbst durch das Flimmern im Wasser in bestimmter Richtung fortbewegt, oder sie bewegen ihrerseits kleine aufliegende Teilchen (Staub, Ruß) oder Wasser, Schleim in bestimmter Richtung. Man muß hieraus schließen, daß die Zilien in einer bestimmten Ebene schwingen und zwar unsymmetrisch, dergestalt, daß entweder die Geschwindigkeit oder die Elongation nach beiden Seiten ungleich ist. Isolierte Flimmerzellen geraten durch diese Bewegung in Rotation um den von der Flimmerfläche entferntesten Pol; flimmernde Schleimhäute kriechen fort, wenn man sie mit der Flimmerfläche auf eine nasse Platte legt.

Die Samenkörper sind als Zellen mit einer einzigen langen Flimmerzilie anzusehen. Die Schwimmplättchen an den Rippen der Rippenquallen (Ktenophoren) verhalten sich wie kolossal entwickelte Flimmerzilien.

Legt man auf eine Flimmerhaut in passender Richtung eine leichte, in Lagern drehbare Walze, so gerät dieselbe in Rotation, welche, an einem Zeiger beobachtet (Calliburces) oder mittels galvanischer Kontakte desselben registriert (Engelmann), zur Beobachtung der Energie und verschiedener Einflüsse dienen kann. Die Kraft der

Flimmerbewegung ist nicht unbedeutend: sie kann Lasten von über 3 g pro mm^2 horizontal fortbewegen (Wyman). Paramäzien, welche im Wasser stets die Oberfläche aufsuchen, können durch gewisse Grade von Zentrifugalkraft hieran gehindert werden; aus solchen Versuchen hat man abgeleitet, daß der Flimmerapparat sein 368faches Gewicht bewältigen kann (Jensen). Bei schräger oder vertikaler Aufwärtsbewegung einer Flimmerhaut kann 1 cm^2 p. Minute 6,8 g-m Arbeit leisten, oder die Zellen ihr eigenes Gewicht über 4 m hoch heben (Bowditch).

Die Flimmerbewegung ist automatisch, vom Nervensystem unabhängig, und kann nach dem Tode des Tieres noch lange bestehen bleiben. Doch pflanzen sich die Schwingungsphasen wellenförmig über das Epithel fort (der Anblick wird treffend mit dem einer Grasfläche bei hinüberstreichendem Winde verglichen); es findet also eine Art Erregungsleitung von Zelle zu Zelle statt. Letzteres bestätigt sich dadurch, daß lokale Abtötung des Flimmerepithels das Flimmern in derjenigen Strecke abschwächt, welche in der Flimmerrichtung an die getötete angrenzt (Grützner); die Fortleitung beruht nicht auf mechanischem Anstoß, denn sie geht auch über ruhig bleibende (z. B. abgekühlte) Strecken hinweg (Grützner & Kraft). Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wird zu mindestens 0,5 mm p. sek, die Schwingungszahl eines Härchens zu mindestens 6—8 p. sek angegeben (Engelmann).

Von der Temperatur ist die Flimmerbewegung ebensosehr abhängig wie die Amöboidbewegung. Wärme beschleunigt sie, jedoch tritt bei einer gewissen Temperatur ein Wärmestillstand ein, welcher bei Abkühlung wieder vergehen kann; bei etwa 45° erfolgt dagegen bleibender Stillstand, anscheinend unter Säurebildung; wenigstens erklärt man so (Roth) die Beobachtung, daß erloschene Flimmerbewegung durch verdünnte Alkalien wieder hervorgerufen werden kann (Virchow). In der Kälte wird die Bewegung sehr langsam, und bei nahe 0° steht sie still (Kältestillstand).

Ueber den Einfluß von Reizen ist nur wenig bekannt. Elektrische Stromesschwankungen wirken vorübergehend beschleunigend (Kistiakowsky). Konstante Ströme wirken auf Paramäzien, deren Längsaxe in die Stromrichtung fällt, an beiden Polen des Individuums verschieden (Ludloff). Mechanische Anstöße wirken beschleunigend, ebenso manche der Flüssigkeit zugesetzte Chemikalien, während die meisten die Bewegung aufheben (s. S. 121).

Die polaren Wirkungen bei Infusorien sucht man darauf zurückzuführen, daß die Zilienbewegung in beiden Richtungen auf verschiedenen Zellprozessen beruhe: die Anlegung an die Oberfläche (nach hinten) auf einer Art von Kontraktion, die Ablösung oder Aufrichtung auf einer Expansion (Verworn); der Strom wirkt dann an der Eintrittsstelle (Anode) kontraktorisch, an der Austrittsstelle (Kathode) expansorisch: die

schwächsten Ströme wirken nur an der Kathode, starke Ströme haben zerstörende Wirkungen.

Die flimmernden Häute (Rachenschleimhaut des Frosches) haben eine von außen nach innen gerichtete elektromotorische Kraft (Engelmann), welche aber auch den nicht flimmernden Häuten und Schleimhäuten zukommt (vgl. Kap. X).

Ueber die Bedingungen der Flimmerbewegung und das Absterben der Flimmerzellen s. unten.

2. Wärme- und Lichterzeugung durch Zellen.

Die allgemeinen Erscheinungen der tierischen Wärme lassen sich auf selbständige Wärmebildung in den Zellen der Gewebe zurückführen. Da jedoch an isolierten Zellen Beobachtungen über diesen Gegenstand nicht existieren, wird er zweckmäßiger in dem Kapitel über tierische Wärme abgehandelt.

Bei zahlreichen niederen Tieren, namentlich Infusorien, Salpen, Medusen, seltener bei Arthropoden, kommt eine selbständige Lichtentwicklung vor, meist so schwach, daß sie nur im Dunkeln mit ausgeruhtem Auge sichtbar ist. Bei den kleinsten dieser Geschöpfe leuchtet in der Regel die ganze Körperoberfläche; bei vielen sind es besondere Leuchtorgane, welche an den verschiedensten Körperstellen angebracht sein können. Die Leuchtorgane der Leuchtkäfer (Lampyris u. a.) bestehen aus Zellen, welche mit den Enden der Tracheen in inniger Verbindung stehen (M. Schultze).

Das Leuchten des Meerwassers und das oberflächliche, auf frische Schnittflächen allmählich sich verbreitende Leuchten verwesender Stoffe (Fische, Fleisch, Holz) rührt von gewissen Bakterien her, welche neuerdings vielfach in Reinkulturen gezüchtet sind. Auch Leuchten des frisch entleerten Harns ist zuweilen beobachtet (Jurine, Guyton, Driessen), ebenfalls wahrscheinlich infolge des Eindringens von Leuchtbakterien in die Blase (Pflüger).

In allen Fällen ist die Lichtentwicklung an Sauerstoffzutritt weit unmittelbarer gebunden, als das Zellleben überhaupt (s. unten); sie erlischt in sauerstofffreien Gasen, im Vakuum, in Wasser, sobald dessen Sauerstoffgehalt erschöpft ist. Die Sauerstoffverzehrung ist u. a. durch Reduktion nachweisbar: die Leuchtzellen der Käfer reduzieren kräftig Osmiumsäure (M. Schultze); das von leuchtenden Fischen abgegossene leuchtende Wasser reduziert Hämoglobinlösungen (Pflüger). Außerdem ist bei Käfern ein Einfluß des Nervensystems auf das Leuchten nachgewiesen: es ist vom Willen abhängig, erlischt vorübergehend durch Köpfen und wird durch viele Reize reflektorisch verstärkt. Reizung der

Nerven des Leuchtorgans bewirkt Leuchten (Fuchs). Endlich wird es in allen Fällen auch durch direkte mechanische, elektrische, chemische Reize lebhafter, z. B. durch bloße Erschütterung des Wassers, welches Leuchtorganismen enthält (Kielwasser der Schiffe).

Die Lichtentwicklung ist vermutlich eine elementare Funktion des Protoplasmas, welche nur in den genannten Fällen bis zu einem sichtbaren Grade entwickelt, und in dem gewöhnlichen Protoplasma verloren gegangen ist.

Das Leuchten mancher Augen (Katzenaugen) im Dunkeln ist nur ein durch das Tapetum (Kap. XII) verstärkter Reflex fremden Lichtes und fehlt im absolut dunklen Raum. Die Lichterscheinungen bei Schlag, Druck und anderen Einwirkungen auf das Auge sind rein subjektiver Natur.

3. Elektrizitätsentwicklung.

Die Erscheinungen der tierischen Elektrizität werden in den Kapiteln über Muskel und Nerv dargestellt, an welchen Organen sie am meisten untersucht sind. Sie beruhen jedoch auch hier auf Eigenschaften des Protoplasmas.

Die allgemeinste Erscheinung dieser Art muß jedoch schon hier, ohne auf die Beobachtungsmethoden einzugehen, kurz angeführt werden. Jeder Zellkomplex, also jedes pflanzliche und tierische Gewebe, zeigt, wenn es angeschnitten wird, eine Potentialdifferenz zwischen der Schnittfläche und der unversehrten Oberfläche; das Potential der ersteren ist niedriger als das der letzteren, so daß in einem angelegten Bogen ein Strom von der Oberfläche zur Schnittfläche, im Gewebe selbst von der Schnittfläche zur Oberfläche geht (Matteucci, Buff, Hermann). Der Sitz dieser elektromotorischen Kraft sind die durch den Schnitt verletzten Zellen; denn wenn dieselben durchweg abgestorben sind, hört die Wirkung auf. Dies wurde zuerst an Pflanzengeweben (Pilze, Hermann), dann auch an tierischen (Engelmann) nachgewiesen. Unversehrte Zellen haben also keine elektromotorische Kraft; in verletzten dagegen verhält sich der absterbende Teil des Protoplasmas negativ gegen den noch lebenden.

4. Chemische Erscheinungen und Lebensbedingungen.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Ueber die chemische Zusammensetzung der Zelle weiß man bis jetzt sehr wenig. Das Protoplasma besteht zu mindestens $^3/_4$ seines Gewichtes aus Wasser, und enthält von anorganischen Verbindungen besonders Kalium-, Natrium-, Kalzium-, Eisensalze, und von Säuren derselben Kohlensäure, Salzsäure, Phosphorsäure. Die Reaktion ist vermutlich

stets alkalisch, was man namentlich aus dem tödlichen Einfluß selbst schwacher Säuren schließt. Unter den organischen Verbindungen stehen die Eiweißstoffe in erster Linie, unter denselben die Nukleoproteide, (S. 108), welche anscheinend hauptsächlich im Kern vorkommen, ferner Kohlehydrate, besonders Glykogen und Zucker, endlich Fettkörper (Fette, Lezithin, Cholesterin). Wie in der Muskelphysiologie näher entwickelt wird, ist es höchst wahrscheinlich, daß vor Allem die Eiweißstoffe, in höchst verwickelten und ungemein leicht zerfallenden Verbindungen, die Träger der Lebenseigenschaften der Zelle sind.

b. Der Stoffumsatz.

Da die Funktionen der Zelle in freiwerdenden Energien bestehen, so muß ihnen ein chemischer Umsatz zu Grunde liegen, von dem man indes nur durch die Beobachtung des Gesamtorganismus und größerer Gewebe einige oberflächliche Kenntnisse hat, welche besser in späteren Kapiteln dargestellt werden. Jedenfalls wird in allen Zellen fortwährend Sauerstoff verbraucht, und unter den Produkten des Umsatzes ist das hauptsächlichste Kohlensäure. Daß daneben auch noch zahlreiche Umsatzprodukte der stickstoffhaltigen Bestandteile auftreten, ist ebenfalls sicher, aber nur ganz indirekt, erweisbar.

Das Sauerstoffbedürfnis ist dagegen auch an isolierten Zellen und einzelligen Organismen leicht nachzuweisen. Mangel an Sauerstoff in den umgebenden Flüssigkeiten und in der dieselben berührenden Atmosphäre führt zunächst zum Stillstande der Bewegungserscheinungen, bei längerer Dauer zum definitiven Tode.

Zum Nachweis des Sauerstoffbedürfnisses bringt man am besten das Objekt (Amöben, Flimmerorgane, Tradeskantiahaare) in Gaskammern, welche direkte mikroskopische Beobachtung bei Durchleitung indifferenter Gase (reines Wasserstoffgas u. dgl.) gestatten. Auch chemisch reduzierende Substanzen verschiedener Art können verwendet werden. Bei chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen muß die eigene Sauerstoffbildung verhindert, d. h. das Objekt in den Zwischenzeiten der Beobachtung dunkel gehalten werden. Sauerstoffzuleitung, im letzteren Falle auch bloßer Lichtzutritt, stellt die Funktion wieder her, falls nicht die Erstickung durch lange Dauer zum Tode geführt hat (Kühne).

Ausser dem Sauerstoff braucht die Zelle zweifellos noch gewisse Nährstoffe, welche sie der umgebenden Flüssigkeit entnimmt (über Einführung fester Nährstoffe durch Pseudopodien s. S. 114). Die Art, wie dieselben aufgenommen und die Exkretstoffe abgegeben werden, ist aus folgenden Gründen ganz unverständlich.

Bei der im Verhältnis zur Masse einer Zelle ungemein großen Oberfläche, wenigstens bei frei suspendierten Zellen, muß der Zellkörper im

lebhaftesten osmotischen Austausch mit der umgebenden Flüssigkeit stehen. Derselbe ist auch leicht nachzuweisen; isolierte Zellen quellen in hypotonischen Flüssigkeiten, am stärksten in reinem Wasser, und schrumpfen in hypertonischen; zweifellos sind sie im Normalzustande mit der Umgebung isotonisch (**31**). Da viele Zellen sich am besten in 0,6 proz. NaCl-Lösungen halten, darf man annehmen, daß der normale osmotische Druck des Protoplasma bei 37,5° etwa 4,75 Atm. beträgt (vgl. **116**). Es ist also begreiflich, daß Meeresamöben in süßem Wasser, und Süßwasseramöben in Meerwasser schnell zu Grunde gehen müssen.

Man findet nun aber, daß der Salzgehalt der Zellen und ihrer Abkömmlinge qualitativ von dem der umgebenden Flüssigkeit vielfach abweicht, z. B. in den Zellen Kaliumsalze, in der Flüssigkeit Natriumsalze überwiegen. Um dies zu erklären, muß man entweder annehmen, daß die Zelloberfläche sich wie eine halbdurchlässige Membran verhält (**25**), also nur Wasser durchläßt; in diesem Falle wäre die Aufnahme von Nährstoffen, vollends von Kolloiden, unverständlich; oder daß die unorganischen Salze der Zelle in komplizierten chemischen Verbindungen mit organischen Körpern vorhanden sind, deren Kenntnis erst erworben werden müßte, wenn man den Stoffverkehr begreifen will.

Die Beobachtung der Zellen und Organe in verschieden zusammengesetzten isotonischen Medien hat gelehrt, daß die Gegenwart gewisser Stoffe, z. B. Kalium, Natrium, Kalzium, in ganz bestimmten Konzentrationen für das Zellleben unentbehrlich ist, ja daß vielleicht sogar bestimmte Zelltätigkeiten, z. B. rhythmische Bewegungen, an die Gegenwart bestimmter Stoffe gebunden sind (s. z. B. unter Herz). Diese Tatsachen sind erst zum geringsten Teile festgestellt, und es muß daher diese Andeutung hier genügen.

Umgekehrt wirkt der Zusatz gewisser Stoffe, auch bei erhaltener Isotonie, direkt schädlich und tödlich. Solche Stoffe sind also Zellgifte. Hierhin gehören außer den schon S. 120 erwähnten freien Säuren fast sämtliche Schwermetalle, Alkohol, Aether, Chloroform, die meisten Alkaloide, besonders Chinin.

5. Spezielle Funktionen des Zellkerns.

An hinreichend großen einzelligen Lebewesen ist es hie und da gelungen, den den Kern enthaltenden Teil des Zellkörpers abzutrennen, und man hat dabei gefunden, daß der kernlose Anteil immer bald zu Grunde geht (Nussbaum, Gruber), während der kernhaltige weiter lebt und sich fortpflanzen kann. Die fundamentale Bedeutung des Kerns für die Fort-

pflanzung ergibt sich ohne weiteres aus der Morphologie der letzteren (s. unter III). Dagegen ist es sehr streitig, ob auch die Funktionen des Protoplasmas, wie Amöboid- und Flimmerbewegung, an die Gegenwart des Kernes gebunden sind, so lange das kernlose Stück überhaupt noch weiterlebt, ebenso ob der Kern auch für die Ernährung der Zelle eine bestimmte und wesentliche Bedeutung hat.

III. Lebensdauer und Fortpflanzung.

Die Zellen haben, wie die Organismen überhaupt, eine beschränkte, aber ungemein verschiedene Lebensdauer, d. h. es tritt, auch bei anscheinender Erhaltung aller Lebensbedingungen, nach einem gewissen, meist typischen Zeitraum Tod und Zerfall des Zellkörpers auf. Nur im Falle der Fortpflanzung bleibt die Zelle in Gestalt ihrer Abkömmlinge unbegrenzt lange am Leben.

In vielen Geweben machen die Zellen typische Metamorphosen des Zellkörpers durch, bei welchen die protoplasmatischen Funktionen verloren gehen. Hierher gehört die hornige, schleimige und fettige Metamorphose, von welchen bei der Absonderungslehre die Rede sein wird.

Die Lehre von der Fortpflanzung der Zellen ist durch die Entdeckung der Kernteilungsfiguren in ein neues Stadium getreten. Bei

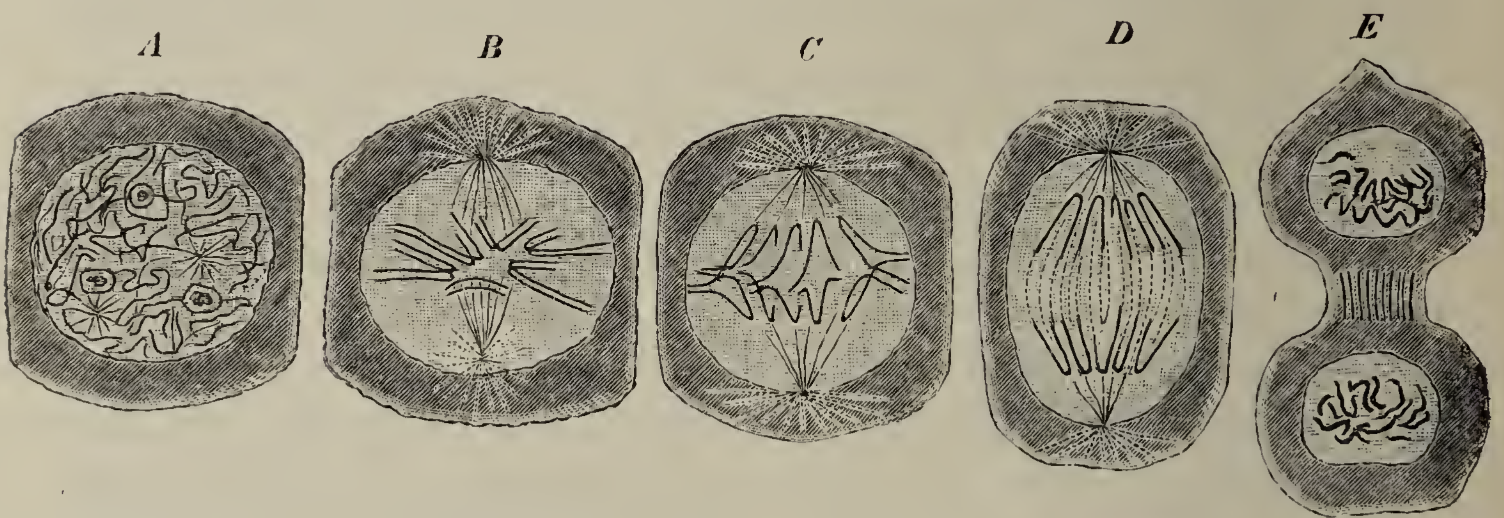


Fig. 59.

vielen Zellen sieht man in einem gewissen Entwicklungsstadium zunächst den Kern sich vergrößern, seine Membran und die Kernkörper verschwinden; die chromatische Substanz geht in einen Knäuel über, der sich in kurze Stücke zerklüftet (Fig. 59 *A*, einige Kernkörper sind noch sichtbar). Gleichzeitig bildet sich in der achromatischen Substanz ein System feiner Fäden, welche in zwei der Oberfläche nahen Polkörpern (Zentrosomen) zusammenlaufen, die Kernspindel (*B*). Es wird behauptet,

daß die beiden Polkörper aus Einem solchen hervorgehen, welcher ein permanenter Bestandteil der Zelle ist. Die chromatischen Teilstücke legen sich V-förmig gekrümmt an die Mitten der Spindelfäden, spalten sich der Länge nach in zwei Fäden (*B*), welche sich trennen (*C*) und nach beiden Polen auseinanderweichen (*D*). Dort vereinigen sie sich wieder zu einem Knäuel (*E*), die Spindel löst sich auf und der Kern ist somit in zwei dem ursprünglichen ähnliche Kerne geteilt. Der Kernteilung folgt eine Zerklüftung des Zellprotoplasmas, so daß jede Hälfte den einen neuen Kern enthält. Die angeführten Veränderungen heißen Karyokinese oder Mitose.

Neben dieser im Tier- und Pflanzenreich sehr verbreiteten Art der Zellteilung kommt aber auch vielfach ein einfacherer Modus vor, bei welchem der Kern ohne sichtbare Bildung von Polfiguren sich streckt, in zwei Kerne sich auseinanderzieht, und das Protoplasma mit einer Abschnürung in zwei die neuen Kerne enthaltende Teile nachfolgt. Ob auch Zellteilung ohne vorgängige Kernteilung möglich ist, muß als zweifelhaft bezeichnet werden.

Einer der bemerkenswertesten Fälle der Zellteilung ist die Teilung der Eizelle, welche als Furchung bezeichnet wird. Hier geht bei höheren Tieren stets ein als Befruchtung bezeichneter Vorgang voraus, welcher in seiner Morphologie an die Erscheinungen der Kernteilung erinnert. Diese Vorgänge werden in der Zeugungslehre dargestellt.

IV. Theoretisches.

Es ist ohne weiteres klar, daß eine Theorie der Zellfunktionen nichts Anderes bedeutet, als eine Theorie des Lebens überhaupt, für welche die schon in der Einleitung (S. 6) berührten Grundfragen eine entscheidende Rolle spielen. Grade am einfachsten Organismus, an der Zelle, nehmen die Probleme der Physiologie ihre einfachste Fragestellung an, und es kann nicht bestritten werden, daß bisher die meisten Fortschritte der Wissenschaft darin bestanden haben, die bunten und verwickelten Erscheinungen des Lebens physikalisch zurückzuführen bis zu den Funktionen der Zellen, hier aber bisher fast alle Fragen unbeantwortet geblieben sind. Trotzdem ist, wie schon bemerkt, kein Grund vorhanden, hier eine für alle Zeiten unüberwindliche Schranke unsrer Erkenntnis zu erblicken.

Das Wenige, was zum Verständnis der Zellfunktionen, z. B. der Bewegung, beigebracht werden kann, wird besser in den Kapiteln über den

Muskel u.s.w. dargestellt. Spezielle Theorien, z. B. die Flimmerbewegung aus osmotischen Strömungen herzuleiten, sind als widerlegt zu betrachten. Immer wieder aber bieten sich physikalische Erscheinungen dar, welche denjenigen des Zelllebens so ähnlich sind, daß einzelne Forscher an dieselben Hoffnungen für die Erklärung des letzteren knüpfen.

Von solchen Erscheinungen seien hier folgende kurz erwähnt. Läßt man aus einer Pipette einen Tropfen einer Lösung in eine andere Lösung austreten, welche mit jener eine halbdurchlässige Niederschlagsmembran bildet (25), so entsteht eine zellartige Kugel, welche sich ablösen läßt (M. Traube). Dieselbe zeigt bei Konzentrationsänderungen der Außenflüssigkeit Quellung, resp. Schrumpfung, und läßt sich zu einer „Zellteilung“ bringen. Die Gesetze der Oberflächenspannung und der Kapillarität führen ferner beim Zusammenbringen nicht mischbarer Flüssigkeiten unter geeigneten Umständen leicht zur Bildung von kugligen, fadigen u. a. Figuren, von schaumartigen Membran- und Netzbildungen, welche an protoplasmatische Struktur erinnern, vor Allem aber oft zu merkwürdigen Bewegungserscheinungen. So zeigt ein auf eine dünne Sodalösung gebrachter Oeltropfen auffallende abwechselnde Kontraktionen und Expansionen, ferner Aussenden und Wiedereinziehen von Fortsätzen, welche sehr fein sein und sich verzweigen können. Weiter erinnert, wie schon S. 115 f. erwähnt, die gewöhnliche Brown'sche Molekularbewegung an die Bewegung von Protoplasmakörnchen. Endlich erinnern die strahligen Polfiguren bei der Kernteilung einigermaßen an die Kraftlinien magnetischer und elektrischer Felder.

Es mag dahingestellt bleiben, ob wirklich Ursachen wie die diesen Beobachtungen zu Grunde liegenden, auch bei gewissen Zellerscheinungen eine Rolle spielen. Wenn dies festgestellt werden könnte, also mehr als eine zufällige Aehnlichkeit vorläge, so würde zwar ein Schritt weiter im Verständnis gemacht sein; es liegt aber auf der Hand, daß sehr viel damit noch nicht gewonnen sein würde.

Zweites Kapitel.

Allgemeine Physiologie der Muskeln.

Geschichtliches. Die Haupteigenschaft der Muskeln, nämlich die Fähigkeit aktiver Bewegung, scheint zuerst am Herzen und am Darm von de Marchettis (1652) erkannt worden zu sein. Allgemeiner und schärfer wurde dann von Glisson 1677 dem Muskel die Fähigkeit zugeschrieben, sich auf äußere und innere Reize zu kontrahieren, und diese „Irritabilität“ als die Grundlage der tierischen Bewegung erkannt. Experimentell wurde diese Lehre aber erst durch Haller 1739 begründet und von zahlreichen Unklarheiten befreit. Er zeigte, daß der Muskel auf direkte Reize auch ohne Beteiligung des Nerven sich aktiv kontrahieren kann, daß diese Kontraktion von der Elastizität, welche auch der toten Faser zukommt, verschieden ist, und daß ihre Kraft zu der des Reizes in keinem Verhältnis steht, vielmehr im Muskel vorrätig und durch den Reiz auslösbar ist. — Der Kontraktionsvorgang selbst, seine Wirkung auf das Skelett etc.,

und seine Kraft, untersuchte besonders der Mathematiker und Physiker Borelli (de motu animalium, 1680). Den nächsten bedeutenden Fortschritt auf diesem Gebiete begründeten erst Ed. Weber durch seine klassische Arbeit über die Muskelphysik, 1846, welche zugleich lehrte, anhaltende Kontraktion hervorzubringen, und Helmholtz durch die zeitliche Analyse der Zuckung 1850. — Eine Erklärung des Kontraktionsvorganges ist bis heute nicht möglich gewesen, obgleich zahlreiche Materialien durch die genaueste Untersuchung des Muskels nach allen Richtungen gesammelt worden sind. Von diesen Arbeiten sei hier erwähnt: die Entdeckung der Querstreifung und ihrer Ursache (Leuwenhoeck 1679, Bowman 1840), der glatten Muskelfaser (Kölliker 1847), der Anisotropie der Muskelfaser (Boeck 1839, Brücke 1857), der mikroskopischen Erscheinungen bei der Kontraktion (Weber 1846 und viele Neuere); ferner die Entdeckung und Verfolgung der galvanischen Eigenschaften (Geschichte s. unten bei der Betrachtung dieser Eigenschaften), die Entdeckung der Wärmebildung bei der Kontraktion (Helmholtz 1848); endlich die Untersuchung der Chemie und des Stoffumsatzes im Muskel (J. Liebig 1847, G. Liebig 1850, du Bois-Reymond 1858, Kühne 1859 u. A.).

Die Einwirkung des Organismus auf die Außenwelt beruht fast ausschließlich auf seiner selbständigen Bewegung, welche durch die vorübergehende Zusammenziehung der Muskeln in der Richtung ihrer Faserung bewirkt wird. Man unterscheidet nach dem anatomischen Bau zwei Arten von Muskeln, die quergestreiften oder animalischen, und die glatten oder organischen. Erstere, deren Fasern eine feine und regelmäßige Querstreifung besitzen, und, abgesehen von den Inscriptiones tendineae, durch die ganze Länge des Muskels hindurchgehen, sind überall da im Körper angebracht, wo energische Bewegungen vorkommen. Die glatten Muskeln bilden dagegen Schichten in den Wänden der Eingeweide-Hohlorgane, mit kurzen, nicht quergestreiften Spindelzellen, welche nicht bloß in der Querrichtung, sondern auch in der Längsrichtung der Zellen aneinandergereiht, und durchweg dem Willen entzogen sind.

Auch in den Eingeweiden kommen quergestreifte Muskeln vor, wo die Bewegung energisch ist, so im Herzen, in der Iris der Vögel, am Gaumen und Darm gewisser Fische. Die sich träge bewegenden Klassen der Wirbellosen (Mollusken, Würmer, Echinodermen, Zoelenteraten etc.) besitzen fast nur glatte Muskeln. Auch bei den Wirbeltieren und Artikulaten sind die Muskeln im Embryo anfangs glatt, die Querstreifung stellt also einen höheren Entwickelungszustand des kontraktilen Gewebes dar. Bei Echinodermen, Würmern und Mollusken kommen auch doppelt schräggestreifte Muskelfasern an energischer sich kontrahierenden Organen vor. Daß die quergestreiften Muskeln willkürlich kontrahiert werden können, die glatten nicht, trifft nur für die Wirbeltiere, und auch hier nur mit Ausnahmen (Herz, Iris der Vögel etc.) zu.

I. Die quergestreiften Muskeln.

1. Die mechanischen Eigenschaften in der Ruhe.

Von den mechanischen Eigenschaften des Muskels ist fast nur das Verhalten gegen Längsdehnung untersucht, welches vorzugsweise wich-

tig ist, weil jede Arbeit des Muskels ihn selber entsprechend dehnt. Der Muskel ist ein Gebilde von geringer, aber sehr vollkommener Elastizität, d. h. er besitzt eine große Dehnbarkeit (wird durch geringe Belastung schon bedeutend verlängert), kehrt aber nach dem Aufhören der dehnenden Kraft wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurück. Letzteres ist zwar beim ausgeschnittenen Muskel nicht ganz genau der Fall, muß aber für den normalen Zustand angenommen werden, weil sonst jede Anstrengung eine bleibende Verlängerung der Muskeln zur Folge haben müßte. Mit der Verlängerung nimmt natürlich der Querschnitt entsprechend ab, so daß das Volum annähernd dasselbe bleibt; in Wirklichkeit wird es ein wenig vermindert (Schmulewitsch). Wie bei allen organisierten Körpern sind auch beim Muskel nicht, wie bei den unorganisierten, die Dehnungslängen den spannenden Gewichten proportional, sondern ein gleicher Spannungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel bereits gedehnt ist (Ed. Weber). Die Dehnungskurve, d. h. die Linie, welche man erhält, wenn man die dehnenden Gewichte als Abszissen und die Dehnungslängen als Ordinaten aufträgt, ist also nicht wie bei den unorganisierten Körpern eine grade Linie, sondern nähert sich einer Hyperbel (Wertheim). In Fig. 67, S. 138, ist BC eine solche Dehnungskurve.

Der Muskel zeigt in hohem Grade die auch anderen organisierten Substanzen eigene Erscheinung der elastischen Nachwirkung, d. h. er nimmt sowohl bei Belastung wie bei Entlastung die neue Länge zunächst nur annähernd und erst nach einiger Zeit vollkommen an (W. Weber). Ueber Wirkung der Temperatur s. unten S. 143f.

Die Dehnungskurve des Muskels kann man nicht nur durch Messung oder graphische Registrierung der Muskellängen bei verschiedenen Belastungen punktweise, sondern durch das S. 3 angedeutete Verfahren auch kontinuierlich gewinnen. Auch am lebenden Menschen läßt sie sich aus der Stellung von Gliedmaßen ableiten (Donders & van Mansvelt, Mosso's Myotonometer); die Resultate sind zum Teil von den oben angegebenen, welche an ausgeschnittenen Froschmuskeln gewonnen sind, abweichend.

Die Elastizität des Muskels schützt denselben vor Zerreißungen bei plötzlicher Kontraktion, und mildert auch die Wirkungen auf andere Körperteile, indem die Kraft sich teilweise aufspeichern und allmählicher ausgeben kann; etwa wie beim Windkessel der Pumpen und beim sog. Pferdeschoner. Im lebenden Körper sind die Muskeln beständig etwas über ihre natürliche Länge gedehnt, so daß sie bei Lostrennung von ihren Befestigungspunkten etwas zurückschnellen. Diese Anordnung hat den Vorteil, daß bei eintretender Kontraktion sofort die Befestigungspunkte einander genähert werden, ohne daß erst Zeit und Kraft zur Anspannung des schlaffen Muskels verloren wird. In den losgetrennten Muskeln findet

man die Muskelfasern gewöhnlich nicht gradlinig ausgestreckt, sondern wellenförmig oder im Zickzack gekrümmt.

2. Die optischen Eigenschaften in der Ruhe.

Die Querstreifung der Muskelfaser beruht auf regelmäßiger Abwechselung hellerer und dunklerer, d. h. schwächer und stärker lichtbrechender Schichten, deren Deutung noch streitig ist. Die physiologischen Tatsachen sprechen gegen die Präexistenz aller in der toten Muskelfaser zuweilen sichtbaren longitudinalen und transversalen Membranen, also gegen die Einteilung in sogenannte Muskelkästchen. Allgemeiner anerkannt ist die Präexistenz der Fleischprismen (Sarcous elements, Bowman), welche in transversaler Schicht die Muskelscheiben (Discs, Bowman), in longitudinaler Reihe die Fibrillen bilden. Die regelmäßige Anordnung der Prismen ist bisher noch nicht erklärt, da die Zwischensubstanz den Bewegungen von Entozoen (Myoryctes Weismannii) keinen merklichen Widerstand bietet, also als flüssig betrachtet werden muß (Kühne). Ueber weitere Details des Muskelbaues s. die anatomischen Werke.

Die Querstreifung kann wie ein feines Gitter Beugungsspektra hervorbringen, an welchen funktionelle Abstandsänderungen (durch Dehnung, Kontraktion) entsprechende Aenderungen bewirken (Ranvier, Bernstein).

Die Untersuchung der Muskelfaser im polarisierten Lichte (Methode s. **105**) lehrt (Boeck, Brücke), daß dieselbe positiv anisotrop ist, d. h. in der optischen Axe die Lichtgeschwindigkeit am größten (wahrscheinlich also die Substanzdichte am kleinsten) ist, daß sie ferner einaxig ist, d. h. nur eine einzige und zwar mit ihrer Längsaxe zusammenfallende optische Axe hat, da an Querschnitten Drehung in ihrer eigenen Ebene nichts an den Erscheinungen ändert. Endlich ergibt sich (Brücke, Hensen, Merkel u. A.), daß nicht der ganze Faserinhalt, sondern fast nur die den Fleischprismen entsprechenden Schichten anisotrop sind, die Zwischensubstanz im wesentlichen isotrop; doch enthält auch diese noch schwach anisotrope Lagen zu beiden Seiten einer feinen als Quermembran *q* bezeichneten Linie, die sog. Neben- oder Endscheiben *n*. Die anisotrope Hauptschicht *mm* zerfällt ferner durch eine schwächer anisotrope Mittelscheibe *s* in zwei dicke Querscheiben *m*, wie Fig. 60 schematisch veranschaulicht; das weiß Gelassene stellt die isotrope Substanz dar. Von der longitudinalen Zerklüftung der Scheiben *mm* zu Fleischprismen ist in der Figur abgesehen.

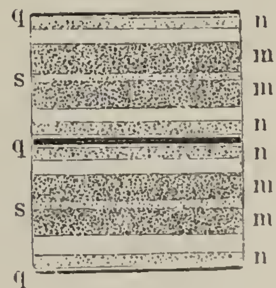


Fig. 60.

3. Die Zusammenziehung des Muskels.

a. Die Formveränderung im Allgemeinen.

Die Muskelkontraktion besteht in einer Verkürzung der Längsaxe (d. h. der Primitivröhren) und Verdickung im Querschnitt. Ob zugleich eine sehr geringe Volumverminderung (Verdichtung) stattfindet, ist mindestens zweifelhaft. Neuerdings wird behauptet, daß der kontrahierte Muskel weniger leicht zerreißbar sei als der ruhende (Carvallo & G. Weiss).

Auf Volumabnahme schloß man aus Versuchen, in welchen Muskeln in einer ganz mit Flüssigkeit gefüllten Flasche, welche ein enges Steigrohr hat, zur Kontraktion gebracht wurden, wobei das Niveau im Steigrohr etwas sinkt (Erman u. A.). Sorgt man aber für Auspumpung der zwischen den Muskeln eingeschlossenen Luftbläschen, so bleibt das Sinken nahezu aus (R. Ewald).

b. Die mikroskopische Erscheinungsweise.

Die Verkürzung und Verdickung ist auch an jeder einzelnen Faser eines unter dem Mikroskop gereizten Muskels nachzuweisen. Sind die Fasern im Zickzack gekrümmt, so strecken sie sich bei der Kontraktion. Die Querstreifung wird bei der Kontraktion enger, wie sie umgekehrt bei der Dehnung breiter wird (Ed. Weber).

Genauere Untersuchung lehrt, daß die Kontraktionserscheinungen vorzugsweise an den anisotropen Teilen auftreten (Engelmann), welche kürzer und dicker werden und sich zugleich einander nähern. Der Helligkeitsunterschied der isotropen und anisotropen Substanz schwindet, sodaß der Inhalt homogen aussieht, und kehrt sich sogar um (Flögel), letzteres ist jedoch streitig; hiermit ist eine Volumzunahme der anisotropen Substanz auf Kosten der isotropen verbunden, bei welcher erstere Wasser aufzunehmen scheint (Engelmann).

Erfolgt die Reizung des Muskels während der Beobachtung im polarisierten Licht, so ändern sich die Farben gar nicht, wenn die Formveränderung durch feste Einschließung verhindert wird (Brücke), und bei wirklicher Kontraktion oder Dehnung nur soweit als der Dimensionsänderung entspricht (Hermann). Die optischen Konstanten der Muskelfaser werden also durch Kontraktion und durch Dehnung nicht verändert.

Die merkwürdige Tatsache, daß das Verhältnis der longitudinalen und der transversalen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes trotz Veränderungen in der Gestalt der anisotropen Teile stets das gleiche bleibt, kann vor der Hand nicht anders erklärt werden als durch die Annahme, daß die anisotropen Schichten aus kleineren an sich unveränderlichen anisotropen Elementen (Disdiaklasten) zusammengesetzt sind, auf deren veränderlicher Anordnung der Wechsel der Gestalt beruht (Brücke).

c. Wirkung eines Einzelreizes. Die Zuckung.

Auf jeden einfachen, den Muskel treffenden Reiz erfolgt eine rasch ablaufende Verkürzung, die Zuckung.

Eine klassische Untersuchung über den zeitlichen Ablauf dieses Vorganges (Helmholtz 1850) hat zu folgenden Ergebnissen geführt: Der Reiz hat nicht sofort sichtbare Wirkung, sondern es vergeht erst eine kurze Zeit (höchstens $^{1}/_{100}$ sek), ehe die Verkürzungskraft auftritt und die Kontraktion anfängt; die Zeit der latenten Reizung. Dann beginnt die Verkürzung und steigt, zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, bis zu einem gewissen Maximum. Jetzt lassen die verkürzenden Kräfte allmählich nach und der Muskel wird durch die an ihm hängende Last zuerst schnell, dann langsamer wieder auf seine frühere Länge gedehnt (Helmholtz).

Der zeitliche Verlauf der Kraftentwicklung im Muskel nach der Reizung kann nach zwei Methoden ermittelt werden (Helmholtz).

1. Man läßt den (schwach belasteten) Muskel seine Verkürzung aufzeichnen auf eine sich hinreichend schnell mit konstanter oder doch gesetzmäßiger Geschwindigkeit horizontal vorüberbewegende Fläche, z. B. den Mantel eines um eine vertikale Axe rotierenden Zylinders (Helmholtz'sches Myographion), oder eine an einem langen Pendel befestigte ebene Platte (Fick'sches Myographion), oder eine durch eine gespannte Feder vorübergeschleuderte Tafel (du Bois'sches Myographion). Es entsteht so eine Kurve, deren Abszissen die Zeit und deren Ordinaten die Verkürzungsgrößen darstellen. Damit an dieser Kurve auch der Moment des Reizes markiert sei, läßt man die sich bewegende Fläche selbst beim Durchgang durch eine bestimmte Stellung die Zuckung durch Oeffnung eines Kontaktes auslösen. In Fig. 61 stellt c diesen Kontakt dar; derselbe wird umgeworfen, sobald der mit der Schreibplatte P fest verbundene Daumen d ihn erreicht; hierdurch öffnet sich der Kreis der Kette K, und die Spirale s induziert in p einen Strom, welcher den Muskel m zum Zucken bringt. Bewegt man die Platte sehr langsam an c vorbei, so reduziert sich die Zuckungskurve auf einen vertikalen Strich r, welcher den Reizmoment bedeutet.

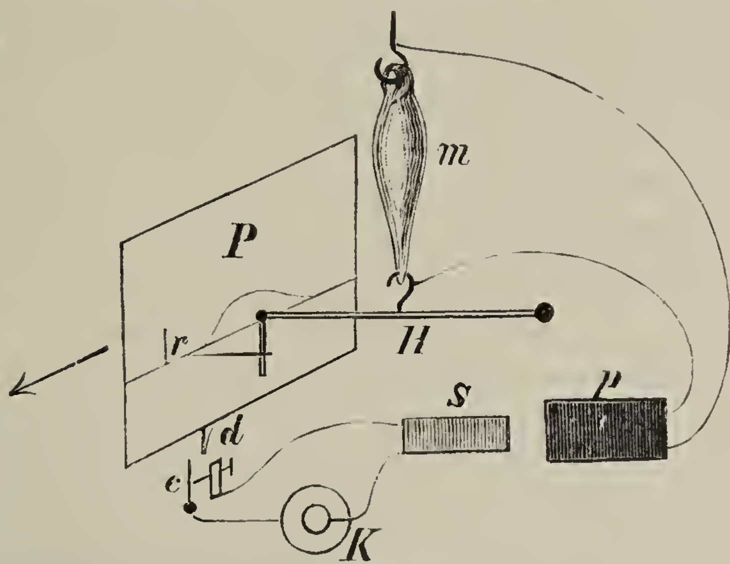


Fig. 61.

Auch Myographien mit stillstehender Schreibfläche (Pflüger'sches Myographion) werden viel benutzt, wenn es sich nur um Messung der Zuckungshöhe handelt.

Das den Muskel spannende Gewicht wird im Beginn der Zuckung in die Höhe geschleudert, so daß für den Rest der Zuckung keine Belastung da ist. Nimmt man statt des Gewichts eine Feder, so nimmt umgekehrt während der Zuckung die Spannung zu. Soll die Zuckung bei konstanter Spannung („isotonisch", Fick) ablaufen, so muß man

die Feder so an den Hebel angreifen lassen, daß ihr Moment um so viel abnimmt wie die Spannung zunimmt (Grützner).

Statt der Verkürzung kann man auch die Verdickung des Muskels ihre Kurve aufzeichnen lassen (Aeby, Marey); dies ist auch am unverletzten Körper (bei lebenden Menschen) ausführbar. Die Dickenkurve stimmt natürlich mit der Längenkurve überein.

2. Man läßt die Zuckung nicht frei zu stande kommen, sondern verzögert sie durch Gewichte; diese werden in einer Wagschale unter dem bei *c* gestützten Hebel *dc* so angebracht (Fig. 62), daß sie den Muskel in der Ruhe nicht dehnen können, aber an ihm hängen, sowie er sich verkürzen will. Jedes so angebrachte Gewicht („Ueberlastung") hält den Muskel so lange auf seiner Ruhelänge fest, bis die Verkürzungskraft (Energie) bis zu einem Werte angewachsen ist, welcher der Ueberlastung gleich ist; da die Verkürzungskraft sich sukzessive nach der Reizung entwickelt, so ist die Zeit von der Reizung bis zur Lösung des Kontaktes bei *c* um so größer, je größer die Ueberlastung ist. (Ist die Ueberlastung Null, so ist die bis zur Hebung verstreichende Zeit die der latenten Reizung.) Endlich kommt man zu einer Ueberlastung, welche überhaupt nicht mehr gehoben wird, welche also die Grenze darstellt, bis zu welcher die verkürzenden Kräfte sich überhaupt entwickeln können (die sog. „absolute Kraft", s. unten). — Die Messung der Zeit vom Momente der Reizung bis zur Hebung der Ueberlastung, d. h. bis zur Lösung des Kontakts bei *c*, geschieht nach der Pouillet'schen Methode (vgl. **127**). Der Strom der Kette *K*, welcher durch das Galvanometer *G* geht, wird bei *e* mit der Hand geschlossen und bei *c* durch den Muskel geöffnet. Im Augenblick der Schließung bei *e* bewirkt die Wippe *W* durch Oeffnung des Kontaktes *f* einen den Muskel reizenden Induktionsstrom. Damit der Kreis von *K* sich nach der Zuckung nicht bei *c* wieder schließen kann, wodurch volle Ablenkung von *G* entstehen würde, ist in den Kreis noch der Quecksilberfaden bei *q* eingeschaltet, welcher durch die Zuckung zerreißt und sich ohne Heraufschrauben der in *q* steckenden Schraube nicht wieder bilden kann.

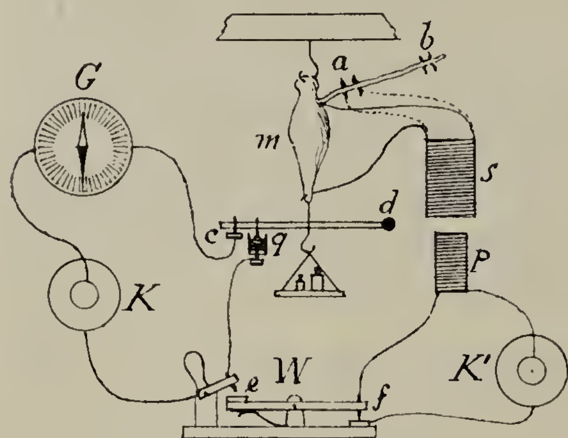


Fig. 62.

Fig. 63 stellt eine mit leichtem Myographionhebel gewonnene Zuckungskurve dar. *Ra* ist das Latenzstadium; die Kurve zeigt bei *c* eine Trägheitsschwingung des Hebels; bei größerer Hebelmasse treten mehrere solche ein, weil jeder Fall des Gewichts den elastischen Muskel dehnt. Die Kurve erreicht wegen zu schwacher Last die Abszissenaxe nicht wieder (Verkürzungsrückstand bei *d*).

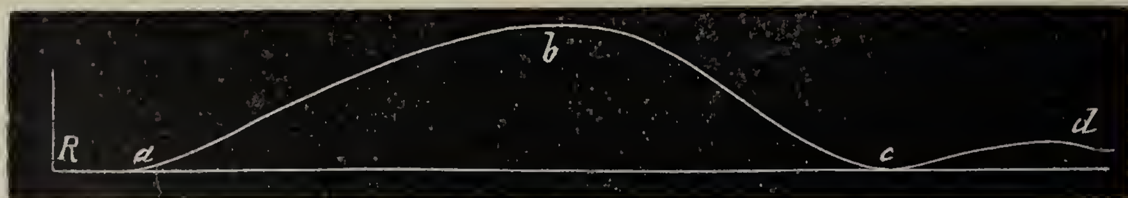


Fig. 63.

Trägt man die nach dem zweiten obigen Verfahren gefundenen Zeiten als Abszissen, die ihnen entsprechenden Ueberlastungen als Ordinaten auf, so erhält man eine Energiekurve (Helmholtz), welche mit dem aufsteigenden Teil der nach der myo-

graphischen Methode erhaltenen Kurve übereinstimmt. Jedoch weicht die Myographionkurve wegen der Trägheit der am Muskel hängenden Last etwas von der Energiekurve ab (Klünder). Fig. 64 ist die Energiekurve eines Gastroknemius, *ab* das Latenzstadium, die Zahlen unter der Abszisse Hundertstel Sekunden. Die Energiekurve läßt sich auch direkt gewinnen, indem man den Muskel so stark belastet, daß er sich nur sehr wenig verkürzt, die Zuckung aber stark vergrößert aufzeichnet. Solche Zuckungen, bei welchen sich nur die Spannung ändert, werden als isometrische, dagegen die gewöhnlichen, bei denen die Spannung konstant bleibt und die Länge sich ändert, als isotonische (S. 129) bezeichnet (Fick).

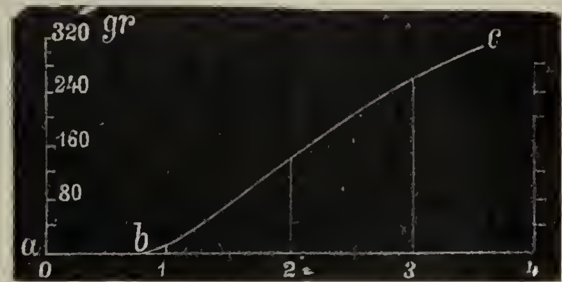


Fig. 64.

Die Dauer des Latenzstadiums ist sehr variabel. Bei einem gegebenen Muskel wird es namentlich durch stärkere Reize und durch schwächere Belastung verkürzt (Lautenbach, Mendelssohn u. A.), jedoch nur soweit diese Einwirkungen die Zuckung verstärken (Tigerstedt). Kälte und überhaupt alle diejenigen Schädlichkeiten, welche die Zuckung in die Länge ziehen, verlängern auch das Latenzstadium, und es ist auch in den von Natur langsamer zuckenden Muskeln länger.

Die Latenzzeit des Muskels braucht nicht mit der des einzelnen Muskelelements übereinzustimmen. Abgesehen davon, daß selbst bei direkter Reizung die Zuckung meist nur von einzelnen Punkten ausgeht, also Zeit braucht, um merkliche Muskellängen zu ergreifen, muß die Elastizität des Muskels eine verzögernde Rolle für die Bewegung des Schreibhebels spielen. Die Latenzzeit des Muskelelements ist jedenfalls kleiner als 0,01 sek, und da die Gesamtlatenz sich durch geeignete Vorrichtungen bis auf 0,004 sek verkürzen läßt, auch kleiner als dieser Betrag (Gad, Tigerstedt). Die genaueste Bestimmung (auf photographischem Wege mittels der Verdickung) ergab 0,003 sek (Sanderson), resp. 0,0048 sek (Bernstein). Besonders kurz ist die Latenz bei etwas wasserarmen Muskeln (Durig).

Bei indirekter Reizung ist die Latenzzeit um etwa 0,003 sek länger als sie sich aus der Latenzzeit bei direkter Reizung und der Nervenleitungszeit berechnet: diese Zeit würde demnach auf Vorgänge im Nervenendorgan zu beziehen sein (Bernstein).

Die Dauer der ganzen Zuckung (beim Frosche etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_6$ sek) variiert besonders nach der Art des Muskels. In jedem Tiere finden sich schneller und langsamer zuckende Muskeln, z. B. zuckt beim Frosche der Gastroknemius viel schneller als der Hyoglossus. Beim Kaninchen und anderen Tieren zeichnen sich die langsam zuckenden Muskeln durch rote Farbe aus, die schnell zuckenden sind weiß (Ranvier). Sogar im gleichen Muskel können schnell und langsam zuckende Fasern vereinigt sein (Grützner). Von Säugetieren hat be-

sonders die Fledermaus sehr langsame (rote) Muskeln (ROLLETT). Die Muskeln der Schildkröte zucken sämtlich sehr langsam, noch langsamer der Herzmuskel (MAREY); letzterer bildet den Uebergang zu der ungemein langsamen Kontraktion der glatten Muskeln. Das andere Extrem bilden die Insekten, deren hohe Summtöne (vielleicht übrigens nur Obertöne) von äußerst schnellen Flügelschlägen herrühren; doch kommen auch hier, z. B. bei Hydrophilus, langsam zuckende Muskeln vor (ROLLETT).

Zur vollen Rückkehr auf die Ruhelänge bedarf der Muskel einer gewissen dehnenden Kraft, besonders wenn Reibung im Spiele ist. Dünne Muskelpräparate, auf Glasplatten liegend, bleiben nach der Zuckung verkürzt unter Zickzackbiegung der Fasern (ED. WEBER); ein auf Quecksilber liegender Muskel verlängert sich nach der Zuckung überhaupt nicht (KÜHNE). Ein schwach belasteter Muskel zeigt nach der Zuckung einen gewissen Verkürzungsrückstand (HERMANN).

Die Rückkehr auf die Ruhelänge kann aber auch verhindert oder verzögert sein durch abnormes Verharren des Kontraktionszustandes selbst, welches man als Kontraktur (TIEGEL) bezeichnet. Die Zuckungskurve ist in solchen Fällen abnorm verlängert oder bleibt sogar ganz auf ihrer Höhe. Derartige Zustände treten ein durch Kälte, starke Ermüdung, abnorm heftige Reize und durch gewisse Gifte, besonders Veratrin.

Bei einem mit Veratrin vergifteten Frosche bleiben zuckende Muskeln lange in vollständiger Kontraktur. Die Beine bleiben daher nach einem Sprunge in gestreckter Stellung, weil das Tier sie nicht wieder anziehen kann.

d. Zwei Reize nach einander.

Folgen zwei Reize so schnell aufeinander, daß die vom ersten ausgelöste Zuckung beim Eintreten des zweiten noch nicht das Maximum der Verkürzung erreicht, wohl aber das Stadium der latenten Reizung überschritten hat, so setzen sich die Erfolge beider derartig aufeinander, daß eine stärkere Zuckung resultiert. Die Wirkung des zweiten Reizes erfolgt nämlich so, als ob die verkürzte Form, welche der Muskel bei ihrem Eintritt bereits erreicht hat, seine natürliche wäre (HELMHOLTZ); wie sich leicht ergibt, kann das Maximum der Verkürzung unter den günstigsten Umständen sich hierbei verdoppeln, nämlich wenn der Zeitunterschied der beiden Reizungen gleich der Dauer der einfachen Zuckung bis zu ihrem Maximum ist. Da diese Zeit etwa $^1/_{20}$ sek beträgt, so ist eine rhythmische Reizung von etwa 20 Reizen p. sek in Bezug auf den Effekt die günstigste (SEWALL u. A.)

In Fig. 65 stellen *abc* und *def* die Kurven infolge der Reize *r* und *r'* dar, und und *aghik* die dem Gesetze entsprechende Superpositionskurve. Nach anderen Angaben (v. Kries, v. Frey) ist das Gesetz der Superposition weniger einfach.

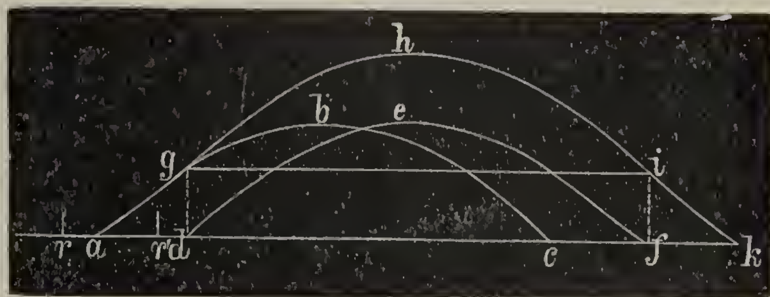


Fig. 65.

e. Viele Reize nach einander. Tetanus.

Trifft eine Reihe von Reizen in kurzen Intervallen den Muskel, so hat derselbe zwischen je zweien nicht Zeit, sich wieder auszudehnen, und behält seine verkürzte Gestalt während der Reizungsreihe bei; diesen Zustand, bei welchem zugleich eine Verstärkung der Kontraktion durch Superposition stattfindet (s. oben), nennt man Tetanus. Die niedrigste zum Tetanus erforderliche Reizfrequenz ist begreiflicherweise um so geringer, je länger die einzelne Zuckung dauert, also (vgl. oben) besonders gering bei abgekühlten, ermüdeten, roten, und bei Schildkrötenmuskeln; der Herzmuskel ist zum Tetanus wegen besonderer Eigenschaften unfähig (vgl. Kap. VIII).

Zum Tetanisieren eines Muskels eignen sich am besten oft wiederholte elektrische Reize, z. B. durch fortwährendes Oeffnen und Schließen eines elektrischen Stromes. Näheres in der Nervenphysiologie. Zum Studium derjenigen Eigenschaften des tätigen Muskels, zu deren gehöriger Entwickelung eine einzelne Zuckung zu flüchtig ist, z. B. der chemischen Veränderung bei der Tätigkeit, der Wärmebildung, der negativen Stromesschwankung am Multiplikator, dessen träge Nadel einem einzigen flüchtigen Impulse nicht folgt, ist es am zweckmäßigsten, den Muskel zu tetanisieren. Bei schwachen Reizen ist der Tetanus meist unvollkommen, wenn nicht die Reizzahl sehr gering ist, d. h. etwa 25 p. sek (Samojloff). — Ueber die vom Tetanus ganz verschiedene Kontraktur auf Einzelreize s. oben S. 132.

Bei sehr schneller Aufeinanderfolge der Reize entsteht, wenn dieselben nur mäßig stark sind, kein Tetanus (Harless, Heidenhain), sondern nur der Anfang der Reizung bewirkt eine Zuckung (Anfangszuckung, Bernstein); Verstärkung der Reize macht Tetanus. Die Reizfrequenz, von welcher ab die Erscheinung eintritt, wird jedoch äußerst verschieden angegeben (200 bis 5000 für Froschmuskeln). Genauere Untersuchung lehrt, daß die Anfangszuckung ein kurzer Tetanus ist, welchen die ersten Reize der Reihe bewirken; zuweilen treten diese kurzen Tetani rhythmisch während der Reizung auf (Bernstein & Schönlein). Bei Reizung vom Nerven aus ist die Erscheinung der Anfangszuckung von der Temperatur des Nerven abhängig; je höher dieselbe ist, um so größere Reizfrequenz kann noch Tetanus machen (v. Kries).

f. Die natürliche anhaltende Kontraktion.

Die Vermutung, daß auch die natürlichen anhaltenden Muskelkontraktionen, welche viel gewöhnlicher sind als wirkliche Zuckungen, tetanischer Natur sind, d. h. durch eine Reihe schnell aufeinander folgender Reize hervorgebracht werden (Ed. Weber), bestätigt sich durch folgende Erscheinungen.

An einem nicht zu kleinen, in Tetanus versetzten Muskel (z. B. beim Menschen) hört man mit dem aufgelegten Ohr oder Stethoskop ein schwaches Geräusch, in welchem ein deutlicher Ton vorherrscht, das Muskelgeräusch oder den Muskelton (Wollaston). Am besten hört man es Nachts bei verschlossenem Ohr, wenn man die Kaumuskeln kontrahiert. Die Schwingungszahl dieses Tones ist bei Anwendung tetanisierender Induktionsströme gleich der Zahl der Reizungen in der Sekunde. Das ergibt sich, wenn man seinen eigenen Masseter elektrisch tetanisiert, mittels eines selbsttätigen Induktionsapparats, der in einem entfernten Zimmer steht; der Ton ist dann jedesmal gleich dem Ton der Feder des Wagner'schen Hammers (**131**). Da nun willkürlich tetanisierte Muskeln regelmäßig ein bestimmten Ton von 19,5—20 Schwingungen p. sek geben, so müßte die Zahl der von den motorischen Zentralorganen ausgehenden Reizungen bei willkürlichem Tetanus etwa 20 in der Sekunde sein (Helmholtz). Sehr bemerkenswert ist, daß diese natürliche Reizfrequenz zugleich in Bezug auf Superposition nahezu die günstigste wäre (S. 132).

Die selbständige Schwingungszahl eines von den Zentralorganen aus tetanisierten Muskels wurde zum ersten Male bemerkt an dem tiefen Geräusch, in welches ein durch elektrische Reizung des Rückenmarks tetanisiertes Tier gerät (du Bois-Reymond); die Tonhöhe ist hier unabhängig von dem Ton der Feder des Hammers. Andere finden dagegen, daß auch bei zentraler Tetanisierung der Muskelton dem Reize isarithmetisch ist (v. Limbeck, Haycraft, Stern). An Froschmuskeln gelingt es, das Muskelgeräusch zu hören, wenn man sie belastet am Ende eines im Ohr steckenden Stabes aufhängt und tetanisiert. Sichtbar werden die Schwingungen, sobald man sie durch Resonanz auf eine Feder oder einen Papierstreifen von gleicher Schwingungszahl überträgt (Helmholtz). Merkwürdigerweise zeigt auch bei chemischer Reizung des Nerven der Muskel denselben tiefen Ton wie bei zentraler Reizung (Bernstein), wofür noch keine genügende Erklärung existiert. Auch bei sehr frequenter Reizung ihres Nerven geben die Muskeln einen weit tieferen Ton als die Reizzahl (Wedensky).

Die Höhe des Muskeltons wurde früher (Natanson, Haughton, Helmholtz) zu 36—40 Schwingungen angegeben; nachdem es aber gelungen ist, die Schwingungszahl objektiv (s. unten) zu bestimmen, hat sie sich zu 19,5 p. sek. ergeben, so daß also der hörbare Ton der erste Oberton des eigentlichen Grundtons im Muskelgeräusch ist (Helmholtz). Ja es wäre, im Hinblick auf die Ergebnisse graphischer Versuche (s. unten) denkbar, daß die Oszillation noch eine Oktave tiefer liegt, der hörbare Ton also der dritte Oberton ist.

Da der natürliche Muskelton mit dem Eigenton des Ohres übereinstimmt (Helmholtz), so sind alle auf ihn gestützten Folgerungen ziemlich unsicher. Ferner werden die angeführten Schlüsse auch dadurch unsicher, daß nach mehreren Beobachtern auch einzelne Zuckungen einen Muskelton geben (Yeo, M'William, Bernstein).

Willkürlich anhaltend kontrahierte Muskeln verzeichnen am Dicken-Myographion häufig keine gerade Linie, sondern lassen eine Periodik erkennen; auf die Sekunde fallen beim Kaninchen 20 (Kronecker & Hall), beim Menschen etwa 8—12 Oszillationen (Tunstall & Canney, v. Kries u. A.). Die wahre natürliche Reizfrequenz scheint also niedriger zu sein, als der Muskelton ergibt. Da man übrigens 11 willkürliche Zuckungen ohne Verschmelzung p. sek machen kann, so müßte entweder eine besondere Art von Innervation die Verschmelzung hindern (v. Kries), oder bei beiden Bewegungsarten verschiedene Fasergattungen (S. 131) beteiligt sein.

Eine andere Art, über die Reizzahl bei natürlicher Muskelkontraktion Aufschluß zu erhalten, kann auf die Beobachtung der Aktionsströme (s. unten bei den galvanischen Erscheinungen), mit dem Telephon (Hermann) oder dem Kapillar-Elektrometer, begründet werden. Auf ersterem Wege bestätigt sich, daß jedem Einzelreiz eine Erregungsperiode im Muskel entspricht (Bernstein, Wedensky), mit letzterem konnte beim natürlichen Tetanus des Frosches (durch Willen, Strychnin) die Reizfrequenz zu etwa 8 p. sek bestimmt werden (Lovén). Bei Reizung mit gradlinigen Stromschwankungen (vgl. Kap. V) genügen für den Froschgastroknemius ebenfalls weniger als 10 Reize p. sek zum Tetanus (v. Fleischl). Eine Ermittelung der natürlichen Reizfrequenz für den Menschen mittels der Aktionsströme liegt bisher nicht vor.

g. Die Fortpflanzung der Verkürzung längs der Fasern.

Wird nur eine beschränkte Stelle eines Muskels gereizt, so zuckt doch der Muskel in ganzer Länge, jedoch verkürzen sich nur die vom Reize getroffenen Fasern. Niemals geht die Kontraktion von einer Faser auf die andere über. Dies gilt auch für der Länge nach an einander gereihte Fasern; nie überschreitet die Zuckung eine Inscriptio tendinea (Hermann, Kühne).

Der Ablauf der Verkürzung von der Reizstelle über die Faserlänge erfordert Zeit (Aeby); sie pflanzt sich in Form einer schnell ablaufenden Welle über die Faser fort, und zwar nach beiden Richtungen. Die Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung beträgt für Froschmuskeln etwa 3 m (Bernstein, Hermann), für das Kaninchen 4—5 m (Bernstein & Steiner), dagegen für den Herzmuskel und für glatte Muskeln nur 10 bis 50 mm p. sek (Engelmann, Marchand). Von der Reizstärke ist die Geschwindigkeit unabhängig (Engelmann). Sie sinkt durch Abkühlung, und namentlich durch Ermüdung und Absterben, und durch die

gleichen Umstände wird die Fortleitung auch immer unvollkommener, die Welle langt an entfernteren Punkten schwächer an (Bernstein). Dies Dekrement zeigt sich auch an ganz frischen ausgeschnittenen Muskeln, dagegen nicht am absolut normalen Muskel im lebenden Körper; hier ist auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit viel größer, am lebenden Menschen etwa 10—13 m (Hermann, Matthias), die obigen Werte sind also sämtlich zu klein (früher wurden sie noch viel kleiner angegeben). — Bei schon weit vorgeschrittenem Absterben bleibt die Kontraktion auf die Reizstelle beschränkt und bleibt hier zugleich sehr lange bestehen; diese lokale Verdickung, welche beim Ueberfahren mit einem stumpfen Instrument über einen Muskel den Gang des Instrumentes durch einen langsam vergehenden Wulst ausprägt, wird idiomuskulärer Wulst genannt (Schiff); zuweilen zuckt dabei der Muskel noch, wenn auch schwach, in ganzer Länge. Die Vollkommenheit und die Geschwindigkeit der Fortleitung des Kontraktionsvorganges scheint also in inniger Beziehung zu stehen zu der Schnelligkeit seines lokalen Ablaufes.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktion mißt man (Aeby), indem man zwei von der Reizstelle verschieden entfernte Muskelstellen gleichzeitig ihre Verdickung aufschreiben läßt und die Differenz der Latenzzeiten aufsucht. Vergleicht man dagegen die Latenzzeiten der gleichen Muskelstelle bei naher und entfernter Reizung, sei es graphisch, sei es mit der Pouillet'schen Methode (S. 130), so erhält man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, die wahrscheinlich mit jener identisch ist (Hermann). Zu letzterer Messung lassen sich auch die galvanischen Vorgänge verwenden (s. unten), und so sind obige Werte für den lebenden Menschen gewonnen. — Als irreziproke Leitung (Engelmann) bezeichnet man die zuweilen an absterbenden Muskeln auftretende Erscheinung, daß nur noch von einem Ende her die Erregung sich bis zum anderen fortpflanzt; wird das eine Ende erwärmt, das andere abgekühlt, so geht die Erregung nur noch vom ersteren auf das letztere über, nicht umgekehrt.

Bei mechanischer Reizung von Froschmuskeln durch Aufsetzen einer Nadelspitze sieht man zuweilen ein langsames wellenförmiges Rieseln nach beiden Seiten über die getroffenen Fasern ablaufen, welches noch nicht aufgeklärt ist (Hermann).

h. Die Kraft, Verkürzungsgröße und Arbeit des Muskels (bei maximaler Erregung).

1) Die Verkürzungskraft.

Die absolute Kraft mißt man durch dasjenige Gewicht, welches, gleichzeitig mit der Reizung am Muskel angebracht, die Verkürzung grade zu verhindern ausreicht, also der Verkürzungskraft das Gleichgewicht hält (Ed. Weber). Zur Messung führt von selber, wie S. 130 erwähnt, die Ueberlastungsmethode. Jenes Gewicht ist aber, wie man leicht

findet, zugleich dasjenige, welches den kontrahierten Muskel auf seine Ruhelänge zu dehnen vermag. Auch mit Federdynamometern kann man die Kraft ermitteln, muß aber dann durch einen Hebel dafür sorgen, daß der Muskel schon mit verschwindend kleiner Verkürzung die Feder genügend spannen kann (Fick). Die Kraft ergibt sich, wie leicht begreiflich, der Faserzahl proportional, d. h. bei parallelfaserigen Muskeln dem Querschnitt, bei schräggefaserten dem „physiologischen" Querschnitt, d. h. einem Schnitte senkrecht zur Faserung*); solche Muskeln (z. B. der Gastroknemius) sind also im Verhältnis zu ihrer Dicke besonders kräftig. Vergleichbar werden die Kräfte verschiedener Muskeln, wenn man sie pro Querschnittseinheit angibt; dann zeigen sich die Muskeln der Warmblüter kräftiger als die der Kaltblüter, lebende und frische Muskeln kräftiger als absterbende und ermüdete.

Beim Tetanisieren ist die Verkürzungskraft größer als bei Einzelzuckungen (Hermann). Sie nimmt zwischen 10 und 50 Reizen p. sek mit der Reizfrequenz zu, und bleibt dann bis zu 300 Reizen auf ihrer Höhe, d. h. etwa doppelt so groß wie bei der Zuckung (Bernstein). Pro cm^2 beträgt sie für tetanisierte ausgeschnittene Froschmuskeln bis 3 Kilo (Rosenthal), für willkürlich kontrahierte Muskeln des lebenden Menschen bis 10 Kilo (Henke & Knorz, Koster u. A.).

Zur Kraftmessung am Menschen diente meist das Weber'sche Verfahren: Belastet man die Person, so wird es ihr immer schwerer die Fersen vom Boden abzulösen, und man erreicht eine Grenze, die durch P (Körpergewicht + Last) ausgedrückt sei. Das auf die Achillessehne bezogene Moment des Gewichtes P ist dann für die Wadenmuskeln, da es auf sie nicht dehnend wirkt, Ueberlastung (S. 130), stellt also die Kraft beider Wadenmuskulaturen dar.

Die zur Berechnung des Momentes von P zu verwertenden Hebelverhältnisse bei der Fersenablösung sind nicht leicht überschbar, so daß Weber einen Fehler machte, den erst Henke korrigierte. Am einfachsten verwendet man den Satz, daß die Hebelarme sich immer verhalten wie die von ihren Endpunkten zurückgelegten Wege. Es sei nun F (Fig. 66) das Fußgelenk, FG der Unterschenkel, T das Tuber calcanei, an das sich die Sehne der Wadenmuskulatur inseriert, C das Capitulum metatarsi, um welches sich der Fuß bei der Fersenhebung dreht. Soll nun F um die kleine Größe a gehoben werden, so hebt sich T zwar um b, aber da die obere Insertion der Wadenmuskeln sich ebenfalls um a hebt, so ist, da offenbar $W + a = W' + b$, die Verkürzung der Wadenmuskeln $W - W' = b - a$. Der Hebelarm der Muskeln verhält sich also zu dem der Last P wie $b-a : a$, und da $b : a = CT : CF$, so ist $b-a : a = TF : CF$, d. h. ungefähr = 1 : 3. (Weber hatte irrtümlich das Hebelverhältnis $CT : CF$, d. h. 4 : 3 in Rechnung gezogen.

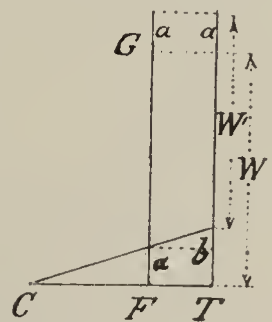


Fig. 66.

*) Den physiologischen Querschnitt eines Muskels bestimmt man annähernd, indem man das Volum durch die mittlere Faserlänge dividiert; das Volum ist gleich dem absolut. Gewicht dividiert durch das spezif. Gewicht.

Ein einfacheres Verfahren besteht in Belastung des Knies beim Sitzen, bis zur Unmöglichkeit der Fersenablösung (Hermann & Siebert). Hierbei wurden nur 6,24 Kilo p. cm² gefunden.

Auch Wirbellose zeigen zum Teil große Muskelkraft; die Kraft des Schließmuskels einiger Muscheln geht bis 15 Kilo, während die des Scherenschließers von Krebsen nur bis 1,3 (Plateau), oder 2,6 Kilo (Camerano) geht.

Die Dimensionen der Muskeln zeigen sich überall aufs Genaueste ihrer Funktion angepaßt, d. h. langfasrige Muskeln finden sich, wo es auf ausgiebige Verkürzung ankommt, großer physiologischer Querschnitt, wo Kraft erforderlich ist. Wechseln durch pathologische Umstände (Gelenksteifigkeit etc.) die Bedingungen, so passen sich auch die Muskeldimensionen von neuem an (Roux, Strasser, Marey).

Senkt man an einem Apparat wie Fig. 62 das obere Ende des Muskels bei unveränderter Lage des Hebels dc, so muß der Muskel, um an die Ueberlastung anzugreifen, sich erst um den Betrag der Senkung verkürzen. Er kann dann um so kleinere Ueberlastungen heben, je tiefer man gesenkt hat, die Kraft nimmt also mit zunehmender Verkürzung ab (Schwann).

2) Die Verkürzungsgröße.

Der Betrag der Verkürzung ist bei sonst gleichen, unbelasteten Muskeln lediglich der Faserlänge proportional; schräggefaserte Muskeln (wie der Gastroknemius) haben also im Vergleich zu ihrer Gesamtlänge einen kurzen Hub, dabei aber einen um so kräftigeren (s. oben). Die maximale Verkürzung im Tetanus beträgt je nach der Muskelgattung 65—85 % der Faserlänge (Ed. Weber).

Bei belasteten Muskeln ist die Verkürzung außerdem von der Belastung abhängig; sie nimmt mit zunehmender Last bis Null ab.

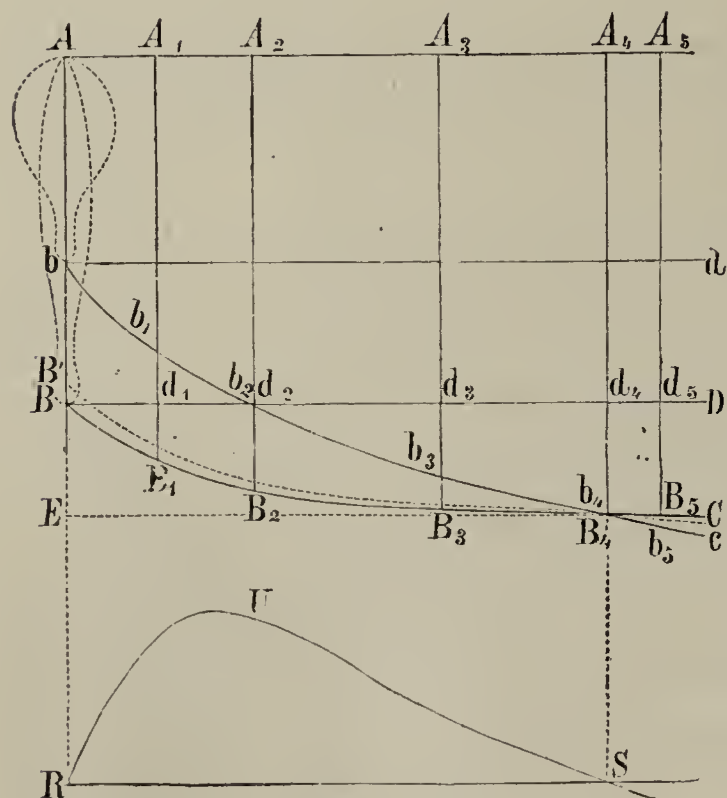


Fig. 67.

Das Gesetz der Abnahme kann für den Fall, daß die Verkürzung nicht mit Schleudern verbunden ist (s. unten), also z. B. für die tetanischen Zughöhen, aus folgender Betrachtung (Ed. Weber, Hermann) entnommen werden. Der unbelastete Muskel AB (Fig. 67) geht durch die Reizung in eine neue, kürzere und dickere natürliche Form Ab über. Verkürzt sich aber der Muskel mit einer Belastung p, so ist die Ausgangslänge diejenige, welche der ruhende Muskel AB durch diese Last p erhalten hat, und die erreichte Länge diejenige, welche der tätige Muskel Ab durch die gleiche Last erhält. Die Zughöhe ist also gleich der Längendifferenz der Formen AB und Ab, beide durch die Last p ge-

dehnt. Wäre demnach BC die Dehnungskurve der Ruheform, bc diejenige der tätigen Form, so wären die Vertikalabstände beider Kurven die Zughöhen, z. B. B_1b_1 die Zughöhe bei der Belastung Bd_1, B_3b_3 die Zughöhe bei der Belastung Bd_3. Man sieht auch leicht, daß die Abszisse Bd_2, bei welcher der belastete tätige Muskel so lang ist wie der unbelastete ruhende, die absolute Kraft darstellt (vgl. S. 136 f.).

Die Abnahme der Zughöhen mit zunehmenden Lasten erfordert nach dieser Theorie, daß die Dehnungskurve bc steiler abfällt als die Dehnungskurve BC, so daß beide einander immer näher kommen: hierzu muß die Dehnbarkeit des tätigen Muskels größer sein als die des ruhenden, was in der Tat behauptet wurde (Ed. Weber), neuerdings aber zweifelhaft geworden ist. Wo beide Kurven sich schneiden (Last Bd_4), würde die Zughöhe Null, und darüber hinaus negativ; indessen wird von Anderen ein asymptotisches Anschließen beider Kurven angenommen, so daß keine Verlängerung durch Reize stattfinden kann (A. Fick).

Die Schwann'schen Versuche (S. 138) messen gleichsam die absolute Kraft des Muskels in den verschiedenen Stadien seiner Verkürzung, also bei den Längen zwischen AB und Ab (Fig. 67); da nun die für die Länge A_1b_1 gefundene Kraft dem Gewichte gleich ist, welches den tätigen Muskel Ab auf die Länge A_1b_1 dehnt, so entspricht sie der Abszisse Bd_1. Man hat also in den Schwann'schen Versuchen ein Mittel, die Dehnungskurve des tätigen Muskels, wenigstens das Stück bb_2 derselben, zu ermitteln (Hermann).

Da der Muskel elastisch ist, und daher bei der Zuckung zuerst sich selber etwas dehnt, ehe er die Last bewegt, nachher aber die aufgespeicherte Kraft ausgibt, so hat der Zuckungshub etwas Schnellendes, und die Wurfhöhen sind daher größer als die aus obigem Schema hervorgehenden Zughöhen.

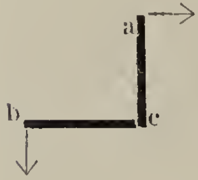
Das Schnellen wird vermehrt, wenn man zwischen Muskel und Gewicht ein elastisches Band einschaltet (Hermann), oder den Hebel durch äquilibrierte Schwungmassen besonders träge macht, oder ihn im Anfang der Zuckung durch einen Elektromagneten festhält (Fick), vermindert dagegen durch sehr leichte Hebel und Anwendung von Spannfedern statt der Gewichte (Marey, Fick). Die gleichen Umstände vermehren und vermindern auch die Nachschwingungen des Hebels (vgl. S. 130). Die noch wenig geklärten Angaben über den Einfluß von Eingriffen auf den Muskel mitten im Verlaufe der isotonischen oder isometrischen Zuckung können hier nicht berücksichtigt werden.

3) Die Arbeitsleistung.

Die nutzbare Arbeit des Muskels ist das Produkt aus der Verkürzungshöhe h mit dem gehobenen Gewicht P. Zur Berechnung der Gesamtarbeit ist noch das eigene Gewicht p des Muskels zu berücksichtigen, welches mit der mittleren Hebung der einzelnen Schichten, d. h. $^1/_2\,h$ zu multiplizieren ist; die Arbeit ist also $(P + {}^1/_2\,p)\,h$. Die nutzbare Arbeit bei verschiedenen Belastungen übersieht man, wenn man in Fig. 67 aus den Linien Bd_1 und B_1b_1, Bd_2 und B_2b_2 etc. (d. h. Last und Hubhöhe) Rechtecke bildet; die Größe derselben nimmt von Null bis zu einem Maximum zu, und dann wieder ab, sie verhalten sich wie die Ordinaten der

Kurve *RUS*. Eine mittlere Belastung ist also für die Ausnutzung des Muskels am günstigsten.

Ein noch größerer Nutzeffekt wird, wie eine theoretische Betrachtung lehrt, dann erreicht, wenn die Last oder ihr Moment während des Hubes selbst abnimmt, z. B. wenn sie am Ende *b* des bei *c* drehbaren Winkelhebels *acb* hängt und bei *a* der Muskel zieht. Der so erreichte maximale Nutzeffekt beträgt für 1 g Froschmuskel nahezu 1 g-m (Fick). Modifizierend wirken außerdem auf den Betrag der Arbeit die S. 139 angegebenen Umstände, welche das Schnellen vermehren; jedoch kann auf die betr. Resultate nicht eingegangen werden.



Während des Tetanus, ebenso bei rein isometrischer Kontraktion, wird kein Gewicht gehoben, also keine nutzbare, sondern nur innere Arbeit geleistet. Näheres hierüber s. bei der Wärmebildung im Muskel.

4. Die Erregung des Muskels.

a. Die direkte und indirekte Erregbarkeit.

Die natürliche Erregung des Muskels geschieht stets durch Erregung seines Nerven, und zwar von den Zentralorganen aus, durch Willen, Reflex u. s. w. Künstlich läßt sich aber der Muskel nicht bloß durch künstliche Erregung seines Nerven (indirekt), sondern auch durch unmittelbare Einwirkung von Reizen (direkt) zur Kontraktion bringen.

Da der Muskel von der Ausbreitung seines Nerven durchzogen ist, wurde früher die Einwirkung direkter Reize auf Erregung der intramuskulären Nerven bezogen, und die direkte Erregbarkeit des Muskels in Abrede gestellt, ohne daß hierzu ein positiver Grund vorlag. Unmittelbar wird jedoch die direkte Erregbarkeit durch folgende Umstände bewiesen: 1. Die niederen kontraktilen Gebilde (S. 114) besitzen überhaupt keine Nerven. 2. Die Endstücke mancher Muskeln, z. B. des Frosch-Sartorius, sind nervenfrei und doch erregbar (Kühne). 3. Beim Ueberstreichen eines absterbenden Muskels mit einem stumpfen Instrument folgt die wulstförmige idiomuskuläre Kontraktion (S. 136) durchaus dem Gange des Instrumentes und nicht der Ausbreitung der getroffenen Nervenfasern. 4. Man kann Muskeln entnerven, am einfachsten durch Vergiftung mit Kurare, welches die intramuskulären Nervenendigungen lähmt (Bernard, Kölliker); sie sind dann trotzdem noch direkt erregbar.

b. Die direkt erregenden und erregbarkeitsändernden Einwirkungen.

1) Elektrische Einwirkungen.

Der galvanische Strom hat zunächst eine Einwirkung auf die Erregbarkeit des Muskels: In einer vom Strome durchflossenen Strecke

herrscht erhöhte Erregbarkeit in der Gegend der Kathode und herabgesetzte in der Gegend der Anode (v. BEZOLD). Diese sog. elektrotonischen Veränderungen sind beträchtlicher am Nerven entwickelt, und werden daher erst in der Nervenphysiologie näher erörtert.

Ein den Muskel durchfließender galvanischer Strom bewirkt im allgemeinen während des Geschlossenseins keine Verkürzung, wohl aber bei seiner Schließung und Oeffnung (Schließungszuckung und Oeffnungszuckung). Erregend wirkt also wesentlich nur die Stromesschwankung (Näheres beim Nerven, Kap. V) und daher sind Induktionsströme, welche überhaupt nur eine sehr steile Schwankung darstellen (**130**, **133**), sehr wirksam.

Das zuerst am Nerven gefundene Gesetz, daß die Schließungserregung von der Kathode, die Oeffnungserregung von der Anode ausgeht (PFLÜGER), gilt auch für den Muskel (v. BEZOLD, ENGELMANN, HERING). Am einfachsten ist dies an einem dem Absterben nahen Muskel zu sehen, welcher die Kontraktion nicht fortleitet, sondern nur an der Reizstelle selber einen stehen bleibenden Wulst zeigt (S. 136). Ein solcher Muskel zeigt bei der Schließung an der Kathode, bei der Oeffnung an der Anode einen Wulst (VULPIAN, SCHIFF). Diese Wulstbildungen („Dauerkontraktionen") treten auch an normalen Muskeln bei starken Strömen auf (BIEDERMANN), und täuschen eine geringe dauernde Verkürzung während der ganzen Schlußzeit vor (WUNDT). An normalen Muskeln läßt sich das angeführte Zuckungsgesetz erweisen, indem man den Muskel in der Mitte bei *M* ohne ihn zu quetschen befestigt und

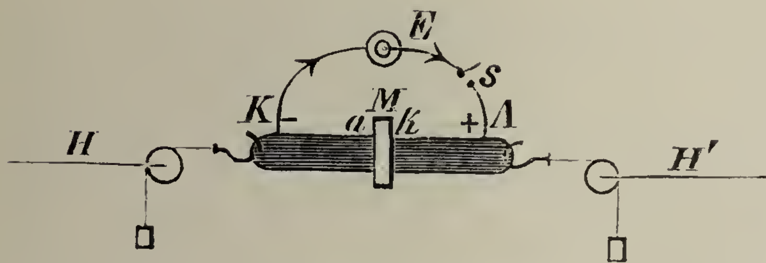


Fig. 68.

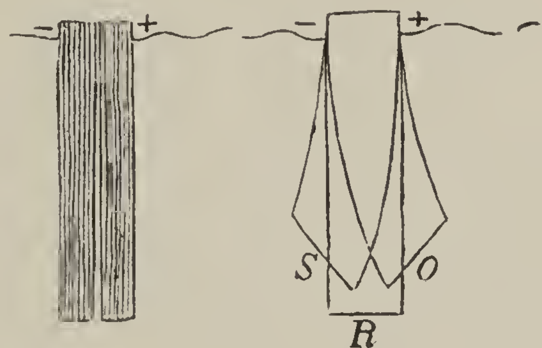


Fig. 69. Fig. 70.

mit beiden Enden auf Schreibhebel (*H* und *H'*) wirken läßt (Fig. 68); leitet man bei *A* und *K* einen Strom zu, so beginnt bei der Schließung der Hebel *H* seine Zuckungskurve früher als *H'*, bei der Oeffnung umgekehrt *H'* früher als *H* (v. BEZOLD, HERING).

Jede Faser bildet ein Individuum, das eine besondere Anode und Kathode hat. Durch Berücksichtigung dieses Umstandes sowie der Ausbreitungsweise und der Dichte

des Stromes erklärt sich auch das Verhalten des Muskels bei querer Durchströmung, welches zugleich einen weiteren Beweis für das Zuckungsgesetz bildet. Legt man die Elektroden an die scharfen Kanten eines platten, beinkleiderförmig gespaltenen Muskels (Fig. 69), so zuckt, bei mäßigen Strömen, bei der Schließung nur die Seite der Kathode, bei der Oeffnung nur die der Anode; ist der Muskel ungespalten (Fig. 70), so krümmt er sich bei der Schließung (S) nach der Seite der Kathode, bei der Oeffnung (O) nach der der Anode (ENGELMANN). Die Erklärung dieses Verhaltens aus den obigen Umständen kann dem Nachdenken des Lesers überlassen werden.

Das Zuckungsgesetz gilt nur unter der Voraussetzung, daß der Strom durch lebende Muskel- resp. Faserabschnitte ein-, und durch ebensolche austritt. Durchschneidet man einen Muskel und legt die eine Elektrode an den künstlichen Querschnitt, also an getödtete Faserenden an, so versagt die Schließungs- oder die Oeffnungszuckung, je nachdem die Querschnittselektrode die Kathode oder die Anode ist („polares Versagen"), oder mit anderen Worten: admortuale Ströme*) machen nur Oeffnungszuckung, abmortuale nur Schließungszuckung (BIEDERMANN, ENGELMANN & VAN LOON). Wie künstliche Querschnitte verhalten sich durch Quetschung, Hitze etc. abgetötete Muskelabschnitte; wirkt also die Klemme M in Fig. 68 zerquetschend, so tritt Schließungszuckung nur in der linken, Oeffnungszuckung nur in der rechten Muskelhälfte auf. Auch ein idiomuskulärer Wulst (S. 136) wirkt wie ein abgetöteter Abschnitt (BIEDERMANN, HERMANN).

Sehr kurzdauernde Ströme geben keine Oeffnungszuckung, wirken also nur mit ihrem ansteigenden Teil. Daher wirken Induktionsströme, deren Verlauf eigentlich eine Schließung und unmittelbar folgende Oeffnung darstellt, nur wie die Schließung eines Stromes der gegebenen Richtung (v. BEZOLD).

An kranken (in Entartung begriffenen, s. unten), ebenso an stark ermüdeten und absterbenden Muskeln wirken Induktionsströme oft überhaupt nicht erregend (E. NEUMANN), und kurarisierte Muskeln (S. 140) sind für Induktionsströme verhältnismäßig weniger erregbar, als für Schließungen und Oeffnungen konstanter Ströme (BRÜCKE). Diese Tatsachen zeigen, daß der entnervte Muskel, besonders aber der absterbende, ein träges Organ ist, welches auf äußerst plötzliche Einwirkungen nicht reagiert.

Trägere (rote) Muskeln und trägere Muskelfasern (S. 131) reagieren besonders schlecht auf die flüchtigen Reize, so daß hier z. B. der Schließungs-Induktionsstrom

*) Die hier und im Folgenden vorkommenden Ausdrücke admortual, abmortual, atterminal, abterminal (Hermann) bezeichnen die Stromrichtung im Organ, nicht im übrigen Leitungsbogen: also hier einen Strom, welcher im Muskel vom lebenden zum toten Teil, resp. umgekehrt, ferner zum Faserende, zur Nerveneintrittsstelle hin gerichtet ist.

wegen seines weniger steilen Ablaufs (133, Fig. 57) wirksamer sein kann, als der sonst stärker erregende Oeffnungs-Induktionsstrom (Grützner & Schott).

Für entartende Muskeln wird angegeben, daß das Zuckungsgesetz bei ihnen sich umkehre, d. h. die Schließungserregung von der Anode ausgehe; jedoch fragt es sich, ob sich dies für die eigentlichen physiologischen Elektroden der Fasern (S. 141) aufrecht erhalten läßt.

Je mehr die Durchströmungsrichtung von der Faserrichtung abweicht, um so schwächer wird die erregende Wirkung des Stromes, und streng transversale Ströme haben überhaupt keinen erregenden Effekt (Hermann & Giuffrè, Bernstein & Leicher).

Galvanisches Wogen. Bei sehr starken Längsströmen sieht man im lebenden Muskel wulstartige Verdickungen in der Richtung des Stromes ablaufen (Kühne). Starke Spannung und starke Entspannung des Muskels verhindert dies Wogen (Jendrassik). Durch Wärme wird es sehr verstärkt, durch Ermüdung, Kalisalze u. dgl. geschwächt und ist bei trägeren Muskeln (Schildkröte) träger (Hermann, Meirowsky). Die Ursache liegt wahrscheinlich darin, daß an jeder Faserkrümmung eine Anode und eine Kathode entsteht; der an letzterer auftretende Kontraktionswulst bildet an seiner der Kathode zugewandten Oberfläche neue Kathodenstellen, und so Vorrücken der Wülste (Hermann). — Ferner sei hier erwähnt, daß unter gewissen Umständen, welche noch näherer Aufklärung bedürfen, während des Geschlossenseins konstanter Ströme eine Reihe rythmischer Zuckungen auftritt (Biedermann).

Galvanischer Inhaltsaustritt. In Wasser versenkte Muskelfasern zeigen bei starker Durchströmung des Wassers an dem der Anode zugekehrten Querschnitt einen Austritt des Faserinhalts aus den Sarkolemmen, und zwar auch nach dem Absterben; ebenso wirken Induktionsströme. Nebenher zeigt sich innere galvanische Wasserfortführung zur Kathode, wie in anderen porösen Leitern (Hermann).

2) Thermische Einwirkungen.

Der Muskel des Kaltblüters ist zwischen 0 und 40° erregbar; bis zu einer gewissen Grenze („Optimum") steigt die Leistungsfähigkeit (d. h. Erregbarkeit, Zuckungshöhe und Leitungsgeschwindigkeit) mit der Temperatur, der Muskel wird aber zugleich um so erschöpfbarer; die Lage des Optimums wird verschieden angegeben (30—35° Marey, 33 bis 39° Edwards, 30° Gad & Heymans, Carvallo & Weiss). Am blutdurchströmten Muskel sollen zwei Optima existieren: bei 0° und bei 37—38° (Carvallo & Weiss). Bei höheren Temperaturen sinken die Leistungen und bei 40° tritt Wärmestarre ein. Ueber Wirkungen der Kälte s. S. 132 und 135. Erregend wirken die Temperaturveränderungen nicht; die beim Gefrieren oder bei plötzlicher Einführung in heiße Flüssigkeiten eintretenden Zuckungen können chemischen Ursprungs sein.

Dagegen zeigen sich geringe Verkürzungen der Muskeln durch Wärme bis 30° und höher, welche teilweise beim Abkühlen zurückgehen, und von denen es, da ähn-

liche Erscheinungen auch für tote Muskeln, Sehnen u. dgl. beobachtet sind, noch zweifelhaft ist, ob sie als Kontraktionen oder als Aenderungen der Elastizität aufzufassen sind (Schmulewitsch, Samkowy, Gotschlich). Die Dehnbarkeit wird durch Wärme vergrößert, die elastische Nachwirkung beschleunigt (Malmström).

Die Kontraktionen der ausgeschnittenen Iris unter Einwirkung von Wärme, und auch von Licht (Brown-Séquard u. A.), rühren vielleicht von intramuskulären Nervenzentren her. Die Angabe, daß quergestreifte Muskeln auf intermittierendes Licht mit isarithmetischem Tone reagieren (d'Arsonval), finde ich nicht bestätigt.

3) Mechanische Einwirkungen.

Plötzliche Dehnungen, Quetschungen, Durchschneidungen, Schläge bringen den Muskel zur Zuckung, bei heftiger Reizung zur Bildung eines anhaltenden Wulstes an der Reizstelle (S. 136). Mäßige Dehnung erhöht die Erregbarkeit und die Leistung (Heidenhain u. A.). Starke mechanische Insulte schädigen bis zur Vernichtung.

4) Chemische Einwirkungen.

Gegen chemische Veränderungen ist der Muskel sehr empfindlich; fast alle Flüssigkeiten vernichten schnell seine Erregbarkeit, am schnellsten die Säuren. Destilliertes Wasser bewirkt Zuckungen und dann Unerregbarkeit mit starker Quellung (Wasserstarre), erstere am stärksten bei Wasserinjektion in die Blutgefäße (Ed. Weber, v. Wittich); ähnlich, aber weniger heftig wirken Kochsalzlösungen von weniger als $^1/_2$ % (Carslaw). Die einzigen annähernd unschädlichen Flüssigkeiten sind dem Serum isotonische Lösungen von Kochsalz ($^1/_2$—1 %, Kölliker), oder anderen Natronsalzen (O. Nasse), auch von Kalziumsalzen (Ringer). Die meisten übrigen Flüssigkeiten und Lösungen töten den Muskel schnell, sei es durch grobe chemische Veränderung, sei es durch unerkennbare Einwirkungen (Giftigkeit), z. B. Kalisalze.

Bei der Prüfung der erregenden Wirkungen von Flüssigkeiten ist die Anwesenheit von Muskelquerschnitten zu vermeiden (den Grund s. unten S. 157); erregend wirken (Biedermann) alkalische Natronsalzlösungen, Alkohol, Sublimat u. s. w., und zwar häufig in Gestalt rythmischer Zuckungen des hineingeworfenen Muskels; sehr geringe Mengen dieser Substanzen steigern zugleich die Erregbarkeit (Biedermann). Auch viele Gase und Dämpfe wirken chemisch reizend, die meisten zugleich tötend (Kühne & Jani).

An etwas eingetrockneten Froschschenkeln sieht man oft, wenn man sie mit dem Finger schlägt, langsame Kontraktionen auftreten (Grünhagen), welche auf abnorm erhöhte mechanische Erregbarkeit deuten. Merkwürdigerweise nehmen auch entferntere Muskeln des Präparates daran teil, welche vom mechanischen Reiz nicht direkt getroffen worden sind (Biedermann).

5) Einwirkung des Nerven.

Am wenigsten weiß man über die natürliche Art der Muskelreizung, nämlich über diejenige durch den Nerven. Dieselbe wird vermittelt durch das meist plattenförmige Nervenendorgan, über dessen Physiologie bisher Nichts weiter bekannt ist, als daß es durch viele den Muskel treffende Schädlichkeiten, wie Kurare, den STENSON'schen Versuch (s. unten), Absterben, pathologische Zustände, leichter geschädigt wird als die Muskelsubstanz, so daß die indirekte Erregbarkeit und die Empfindlichkeit gegen Induktionsströme (S. 142) aufgehoben wird, während die direkte Erregbarkeit noch bestehen bleibt. Vgl. auch die Bemerkung über den Zeitverlust im Endorgan, S. 131.

Neuerdings wird vielfach vermutet, daß die Muskeln nicht nur exzitierende, sondern auch hemmende Nervenfasern empfangen, d. h. solche, deren Reizung den Muskel zur Erschlaffung oder gar aktiven Verlängerung bringt. So wird die Wirkung des Vagus auf das Herz (Kap. VIII) von einigen als direkte Muskelwirkung aufgefaßt. Für den gewöhnlichen Muskel wird Aehnliches deswegen vermutet, weil mitunter bei indirekter Reizung gewisse Reizstärken und Reizfrequenzen nicht erregen, während schwächere Reize, resp. andere Frequenzen es tun; ferner daraus, daß bei der Erregung durch Vertrocknen des Nerven oder durch Glyzerin (Kap. V) ein Stadium existiert, in welchem der Muskel nicht mehr zuckt und auch auf direkte Reize nicht reagiert, während nach Abschneiden des Nerven letzteres wieder der Fall ist (WEDENSKY); den Glyzerintetanus kann man ferner durch elektrische Reizung einer anderen Nervenstelle aufheben (KAISER, AMAYA), ebenso den durch schwaches elektrisches Tetanisieren des Nerven entstehenden Tetanus durch stärkere Reizung einer anderen Nervenstelle (HOFMANN & AMAYA).

c. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgröße.

1) Allgemeine Gesetze.

Der gleiche Reiz wirkt indirekt kräftiger als direkt (REMAK, BERNARD); am besten wird dies dadurch bewiesen (ROSENTHAL), daß man den Nerven eines Muskels A auf einen anderen, durch Kurare entnervten Muskel B legt, und nun B samt dem Nerven von A elektrisch reizt: der Strom, welcher beide Organe in gleicher Dichte (108) durchfließt, bewirkt in A schon bei viel geringerer Intensität Kontraktion als in B.

Die durch die Reize direkt oder indirekt ausgelösten Muskelarbeiten sind offenbar der Reizarbeit nicht äquivalent, sondern nur durch den Reiz ausgelöst (6). Jedoch macht jeder Reiz nur einen kleinen Bruchteil der vorrätigen Spannkraft frei, welcher mit der Größe des Reizes wächst und außerdem mit dem Erregbarkeitsgrade des Muskels. Die Reizerfolge lassen sich durch die Hubhöhen bei gegebener Last, oder

auch durch die ausgelöste Energie (S. 130) messen; weniger leicht die Reize selbst, da es selbst bei dem exaktesten Reizmittel, dem Strom, nicht auf die Intensität, sondern den zeitlichen Verlauf ankommt. Die Erfolge treten überhaupt erst von einer gewissen Reizintensität ab (Schwellenwert) auf, und wachsen anfangs schnell, dann langsamer bis zu einem gewissen Maximum (Hermann, Tigerstedt, Santesson); der Anstieg soll einer Exponentialkurve entsprechen (Wertheim-Salomonson).

Sucht man bei verschiedenen Belastungen den Schwellenwert des Reizes, so findet man denselben bei allen gleich groß (Hermann). Diese scheinbar paradoxe Tatsache erklärt sich leicht aus der Weber'schen Theorie (Fig. 67, S. 138). Je schwächer der Reiz, um so näher rückt die Dehnungskurve *bc* der Kurve *BC* (z. B. nach *B'C*), um so unabhängiger also werden die sehr kleinen Hubhöhen von der Last; so muß auch umgekehrt für sehr kleine Hubhöhen der Minimalreiz immer unabhängiger von der Last werden.

Jeder Reiz hinterläßt eine geringe Erhöhung der Erregbarkeit, so daß bei regelmäßiger Sukzession von Reizen die Zuckungen allmählich wachsen (Wundt u. A.), und unwirksame Reize durch Wiederholung wirksam werden können (Fick).

2) Spezifische Erregbarkeit.

Als spezifische Erregbarkeit soll hier die Erregbarkeit eines Muskels im Vergleich zu anderen bezeichnet werden. Die erste Beobachtung dieser Art bestand darin, daß bei Reizung der Extremitätennerven des Frosches die Beugemuskeln schon bei schwächeren Strömen zucken, als die Streckmuskeln (Ritter, Rollett); dasselbe Verhalten zeigen auch Warmblüter (Hermann & Völkin); ferner zeigt es sich auch bei direkter Reizung (Grützner), es liegt also eine Verschiedenheit der Muskeln selbst zu Grunde. Seitdem sind viele analoge Tatsachen bekannt geworden; jeder Muskel hat seine besondere spezifische Erregbarkeit. Im Allgemeinen sind die trägeren Muskeln (z. B. die roten) weniger erregbar als die rascheren, besonders gegen sehr flüchtige Reize, und wenn derselbe Muskel verschiedenartige Fasern enthält, so können schwache oder flüchtige Reize eine andere Zuckungskurve bewirken, als starke oder langsame (Grützner).

Das Ritter-Rollett'sche Phänomen wird meist so erklärt, daß die schwächsten Reize nur die erregbareren Beuger ergreifen, stärkere Reize alle Muskeln, wobei die Strecker als die kräftigeren den Sieg davontragen. Warum aber die Beuger erregbarer sind, ist noch nicht klar (Grützner rechnet sie zu den raschen, Wedensky umgekehrt zu den trägen Muskeln). Uebrigens kann bei antagonistischen Systemen das Verhalten je nach dem Zustand der Muskeln und der Reizart ganz verschieden sein, woraus sich

manche Widersprüche in den Angaben erklären. Am Kehlkopf z. B. macht Vagus- oder Rekurrensreizung, je nach der Reizstärke, Oeffnung oder Schließung der Stimmritze (Grützner, Hooper u. A.); aber diese Reihenfolge wird für gleiche Tierart verschieden angegeben, ist bei den Tierarten verschieden und kann sich durch Absterben, Narkotisierung, Reizfrequenz u. dgl. umkehren. Beim Hunde bewirkt schwache Hypoglossusreizung Zurückziehen, starke Vorstrecken der Zunge (F. Lange). An der Schere des Krebses macht schwache Reizung Oeffnung, starke Schließung (Richet, Luchsinger). Erstere beruht aber nicht allein auf Kontraktion des Oeffners, sondern auch auf Erschlaffung des Schließers, letztere umgekehrt auf Kontraktion des Schließers und Erschlaffung des Oeffners (Biedermann). Hiermit ist wiederum (vgl. S. 145) die Beteiligung von Hemmungsnerven wahrscheinlich gemacht, so daß vielleicht auch das Ritter-Rollett'sche Phänomen nicht einfach durch Erregbarkeitsdifferenzen zu erklären ist.

d. Die Ermüdung und Erholung; das Muskelgefühl.

Bei anhaltenden oder lange ununterbrochen fortgesetzten Muskelkontraktionen tritt immer stärker das Gefühl der Ermüdung ein, zuerst in bloßer Schwächeempfindung, dann in unangenehmen und schmerzhaften Empfindungen der angestrengten Muskeln bestehend. Zugleich bedarf es immer größerer Willenskraft, um die Anstrengung fortzusetzen, und es stellt sich Röte des Gesichts, Mitbewegungen (Stirnrunzeln), Schwitzen (zuerst an dem angestrengten Gliede) ein. Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung, wahrscheinlich nur eine Steigerung der durch jede Kontraktion entstehenden Veränderungen, läßt sich am ausgeschnittenen Muskel näher untersuchen, und besteht, wie größtenteils schon in den früheren Paragraphen erwähnt ist, in Abnahme an Erregbarkeit, an absoluter Kraft, an Hubhöhe für eine gegebene Last (im Tetanus allmähliches Nachlassen der Verkürzung), an Vollkommenheit und Geschwindigkeit der Faserleitung und des lokalen und totalen Ablaufs der Verkürzung. Auch Zunahme der Dehnbarkeit wird angegeben (Donders & van Mansvelt).

Wird dem Muskel Ruhe gegönnt, so erholt er sich allmählich wieder, und zwar auch der ausgeschnittene Muskel in gewissem Grade.

Auf den Gang der Ermüdung und Erholung haben zahlreiche Umstände Einfluß, vor Allem der Blutkreislauf, die Ernährung und die Temperatur, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann.

Daß der Muskel früher ermüdet als sein Nerv, wird im V. Kap. gezeigt. Ob das Nervenendorgan früher ermüdet als die Muskelfasern selbst, ist streitig.

Bei rythmischer, sei es maximaler oder untermaximaler Reizung des Muskels nehmen die Hubhöhen in ziemlich grader Linie ab, und zwar hängt die Abnahme cet. par. nur von der Zahl von Zuckungen, nicht vom Intervall ab (Kronecker, Tiegel u. A.); sie ist ferner um so steiler, je größer die gehobenen, resp. (im Tetanus) gehaltenen Lasten, hängt also von der äußeren und inneren Arbeit des Muskels ab. Ob

auch unwirksame Reize zur Ermüdung beitragen, ist noch nicht entschieden; dafür spricht, daß der Tetanus um so stärker ermüdend wirkt, je schneller sich die Reize folgen, obgleich die Arbeit dadurch nicht vergrößert wird (Kronecker).

Zu Versuchen am Menschen verwendet man neuerdings vielfach einen Apparat, in welchem der befestigte Vorderarm (willkürlich oder auf elektrische Reizung) in vorgeschriebenem Tempo jedesmal durch Beugung des Mittelfingers ein Gewicht hebt, dessen Hubhöhe aufgezeichnet wird (Ergograph von Mosso). Die Ermüdung eines Teils der Muskulatur macht auch den Rest ermüdbarer (Maggiora). Eine noch unaufgeklärte Erscheinung ist, daß bei regelmäßigen willkürlichen Kontraktionen im Verlauf der Ermüdung eine Periodik sich einstellt, so daß die Leistungen alternierend größer und kleiner ausfallen (Lombard). Kälte befördert die Ermüdung (Patrizi). Viele Versuche über Ermüdung bei willkürlichen Anstrengungen deckten mehr psychologische als muskuläre Eigenschaften auf (Ermüdung der Willensenergie).

Ein anderes Verfahren, für isolierte Muskeln, besteht darin, daß ein Apparat dem Muskel jedesmal selbsttätig einen Reiz erteilt, wenn der Zuckungshebel wieder auf seine Ruhelage gesunken ist; wegen der Verlängerung der Zuckungsdauer durch die Ermüdung (s. oben) folgen sich die Zuckungen immer langsamer (Wundt, Fick, Novi, Blazek).

Bei allen Versuchsreihen über den Einfluß der Last, Reizstärke u. s. w. bildet die Ermüdung eine Fehlerquelle, welche dadurch eliminiert werden kann, daß man, wenn die Variable ihr Maximum erreicht hat, wieder in umgekehrter Reihenfolge zum Anfangswert zurückkehrt und aus den Resultaten zweier korrespondierender Versuche das Mittel nimmt (Ed. Weber).

Ursache der Ermüdung.

Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung ist anatomisch nicht nachweisbar, also wahrscheinlich chemischer Natur. Da das wässrige Extrakt ermüdeter Muskeln die Erregbarkeit frischer Muskeln schädigt (J. Ranke), wurde angenommen, daß gewisse chemische Produkte der Muskeltätigkeit, besonders die freie Säure, vielleicht auch die Kohlensäure, die Ermüdung bewirken, und ihre Wegschaffung durch den Kreislauf die Erholung bedingt. Indessen wirkt auch die Fleischbrühe unermüdeter Muskeln (durch ihren Kaligehalt, S. 144) schädlich auf andere Muskeln, ferner findet am ausgeschnittenen Muskel ebenfalls Erholung statt. Die zukünftige Theorie der Ermüdung hat außer der Anhäufung von Muskelprodukten auch den Mangel an denjenigen Stoffen, welche durch die Muskelarbeit verzehrt werden, zu berücksichtigen. Wahrscheinlich ist die Ermüdung ein zeitweiliges Zurückbleiben der restitutiven Prozesse hinter dem funktionellen Verbrauch (Hermann).

Muskelempfindungen.

Das Ermüdungsgefühl wird den sensiblen Nerven des Muskels zugeschrieben. Auch für die Beurteilung des Anstrengungs-

grades der Muskeln sind die sensiblen Muskelnerven ohne Zweifel von großer Wichtigkeit, obgleich auch die Sensibilität benachbarter Teile darüber mit belehren mag. Bei Lähmung der sensiblen Nerven leidet der Gebrauch der Muskeln außerordentlich (vgl. Kap. VII).

Die Existenz sensibler Muskelnerven wird nicht allein durch die reumatischen Muskelschmerzen dargetan, sondern auch anatomisch durch die nicht degenerierten Nervenfasern, welche man in Muskeln, deren motorische Spinalwurzeln durchschnitten sind, neben den degenerierten motorischen (vgl. Kap. V) vorfindet (C. Sachs, der Froschsartorius enthält zwei solche Fasern). Für den Sternomaxillaris des Pferdes laufen die sensiblen Fasern in einem besonderen Nerven (Chauveau). Die sog. Muskelspindeln (Kühne) sollen sensible Organe sein (Sherrington).

Auch die Sehnen sind sensibel und bewirken bei plötzlicher Anspannung oder sonstiger mechanischer Reizung reflektorische Kontraktion ihres Muskels (Erb, Westphal). Jedoch fehlt es nicht an Autoren, welche dieses sog. Sehnenphänomen wegen der Kürze seiner Latenzzeit von direkter Mitreizung des Muskels herleiten, obwohl zu seinem Zustandekommen sowohl die sensiblen wie die motorischen Nerven erhalten sein müssen, und seine Energie durch andere sensible Einwirkungen, willkürliche Bewegungen u. dgl. beeinflußt wird.

5. Lebensbedingungen und Absterben.

a. Der isolierte Muskel.

Nach dem Ausschneiden verliert der Muskel allmählich seine Kontraktilität oder Erregbarkeit. Vor dem Sinken findet eine vorübergehende Steigerung statt. Der ganze Prozeß verläuft beim Warmblüter viel schneller als beim Kaltblüter, und bei beiden um so schneller, je höher die Temperatur. Die indirekte Erregbarkeit schwindet lange vor der direkten. Zur Zeit der Totenstarre (s. unten) ist die Erregbarkeit für immer verschwunden.

Im getöteten Tiere verhalten sich die Muskeln wie ausgeschnittene; nach dem Tode durch Krankheiten sterben die Muskeln meist viel schneller ab.

Beim Frosche halten sich die kurzfaserigen dicken Muskeln (Gastroknemius, Triceps) viel länger erregbar, als langfaserige (du Bois-Reymond). Beim Menschen sterben die Extensoren früher ab als die Flexoren (Onimus). Die absolute Dauer des Ueberlebens ist für den Frosch (direkte Erregbarkeit) in der Sommerhitze unter 24 Stunden, bei mittlerer Temperatur 2—3, bei 0° über 10 Tage; für den Warmblüter $1^1/_2$ bis $12^1/_2$ Stunden; das Herz schlägt aber mitunter bei Warmblütern in kühler Witterung 2—4 Tage nach dem Tode noch schwach fort (Vulpian). — Die Kurve der Erregbarkeit fällt anfangs am steilsten ab.

b. Die Abhängigkeit von Kreislauf und Atmung.

Nach Unterbindungen der zuführenden Arterie (Stenson'scher Versuch) verliert auch im lebenden Körper der Muskel seine indirekte

und direkte Erregbarkeit, und zwar nach ganz denselben Gesetzen wie nach dem Ausschneiden. Wird vor Eintritt der Starre der Blutzufluß wieder hergestellt, so kehrt die Erregbarkeit wieder. Sie kann auch durch künstliche Durchströmung des Muskels mit arteriellem Blute unterhalten, resp. wiederhergestellt werden, dagegen nicht mit venösem Blute (Bichat, Ludwig & Schmidt), woraus folgt, daß der Stenson'sche Versuch in erster Linie auf Unterbrechung der inneren Atmung des Muskels beruht, der Muskel also, um dauernd zu funktionieren, der Sauerstoffzufuhr und Kohlensäureabfuhr bedarf. So erklärt sich auch das Absterben der Muskeln in der Leiche und nach dem Ausschneiden.

Beim Kaltblüter gelingt der Stenson'sche Versuch wegen des viel geringeren Athmungsbedürfnisses der Muskeln kaum. Für den ausgeschnittenen Muskel ist die Abhängigkeit der Ueberlebensdauer vom Sauerstoffgehalt der umgebenden Atmosphäre (v. Humboldt, G. Liebig) wenig merklich, weil die Atmosphäre nur mit den oberflächlichsten Muskelschichten in Verkehr treten kann, während das Blut zu allen Teilen des Muskels gelangt (Hermann); sie ist aber doch nachweisbar (Fletcher).

Aus Versuchen an Froschherzen (Kap. VIII) kann man schließen, daß auch noch andere Leistungen des Blutes außer der respiratorischen für den Muskel unentbehrlich sind. Jedoch ist noch nicht festgestellt, ob auch diese an den schnellen Wirkungen des Stenson'schen Versuches beteiligt sind.

Bei der Kontraktion erweitern sich die Blutgefäße des Muskels (Ludwig & Sczelkow, über den Mechanismus s. Kap. VIII), eine offenbar zweckmäßige Einrichtung, da das Atmungs- und Ernährungsbedürfnis des Muskels bei der Kontraktion gesteigert ist.

Für den Levator labii des Pferdes ist die pro Minute durchströmende Blutmenge in der Ruhe zu 17,5, in der Tätigkeit zu 85% des Muskelgewichts bestimmt worden (Chauveau & Kaufmann). Auch bei willkürlicher Kontraktion erweitern sich die Gefäße; an gewissen Kaumuskeln des Pferdes bluten die geöffneten Venen periodisch entsprechend dem Kauen (Kaufmann).

c. Die Abhängigkeit vom Nervensystem und vom Gebrauch.

Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, oder mit gelähmten Teilen des Zentralnervensystems in Verbindung stehen, verlieren allmählich ihre Erregbarkeit und verfallen einer Entartung, welche den Faserinhalt trübt und zerstört, so daß schließlich nur das Bindegewebe des Muskels als ein dünner Strang übrig bleibt (Atrophie). Diese Degeneration, welche ziemlich streng typisch verläuft, und auch durch künstliche Reizungen des gelähmten Muskels nicht verhindert wird, beweist, daß die Verbindung mit den Zentralorganen zu den Lebensbedingungen des Muskels gehört, — eine noch vollständig unverständliche Tatsache.

Die embryonale Bildung der Muskeln und ihrer Nerven bleibt aus, wenn ihre

Zentra fehlen (E. H. Weber). Einmal gebildet sind sie aber im Embryonalleben von den Zentren unabhängig, jedoch nicht mehr nach der Geburt (E. Neumann).

Auch in gelähmten Muskeln ist die Erregbarkeit eine Zeit lang erhöht, ehe sie ganz verschwindet (vgl. S. 149). Beim Menschen zeigt sich am 3. oder 4. Tage Herabsetzung, dann Erhöhung der Erregbarkeit, deren Maximum etwa in die 7. Woche fällt; erst nach 6 bis 7 Monaten ist der Muskel ganz unerregbar. Anatomisch wird die paralytische Degeneration zuerst in der 2. Woche nachweisbar. Zwischen dem 3. und 10. Tage nach der Durchschneidung des Nerven tritt in den Muskeln häufig ein fibrilläres Flimmern ein, welches Monate lang fortdauern kann (Schiff); diese Erregungserscheinung bleibt auch nach Kurarisierung bestehen, hängt also direkt mit der Muskelentartung zusammen (Bleuler & Lehmann, S. Mayer).

Ueber die Einwirkung der Nerven auf das Flimmern s. Kap. V; über das Verhalten gelähmter Muskeln gegen konstante und Induktionsströme s. S. 142; über merkwürdige Ersatzerscheinungen bei Degeneration s. Kap. V.

Außerdem zeigt sich ein Einfluß des Gebrauches: häufig gebrauchte Muskeln nehmen allmählich an Volumen und Kraft zu, wenig gebrauchte ab; doch tritt durch Mangel des Gebrauches nie Degeneration ein, sondern nur gewisse Grade von Atrophie.

Nach neueren, nicht unbestrittenen Angaben bewirkt Durchschneidung des Laryngeus superior Atrophie der vom Laryngeus inferior motorisch versorgten Kehlkopfmuskeln (Exner, Pineles), vielleicht nur in Folge von Nichtgebrauch. Die Dickenzunahme durch Tätigkeit betrifft nicht die Zahl, sondern nur die Dicke der Fasern (Morpurgo).

d. Die Totenstarre.

Die Leiche gerät kurze Zeit nach dem Tode in einen Zustand der Gelenksteifigkeit, die Toten- oder Leichenstarre (Rigor mortis); Durchschneidung der Muskeln macht die Gelenke sofort beweglich, Verkürzung aller Muskeln ist also das Wesen der Starre. Sie tritt bei Warmblütern schneller ein als bei Kaltblütern, in der Wärme schneller als in der Kälte, bei kräftiger Muskulatur und nach gewaltsamem Tode später, als bei schwächlicher Muskulatur und nach Krankheiten. Heftige Kontraktionen vor dem Tode befördern die Starre. Von den Muskeln werden meist die des Unterkiefers und Nackens zuerst ergriffen, dann die der oberen Extremität, von oben nach unten fortschreitend, endlich ebenso die der unteren Extremität (Nysten'sches Gesetz).

Die Starre löst sich nach einer gewissen Zeit von selbst, in der Wärme schneller; die verbreitete Angabe, daß die Lösung durch die Fäulnis erfolge, ist unrichtig (Hermann & Bierfreund).

Beim Menschen beginnt die Starre frühestens 10 Minuten, spätestens 7, nach Andern 18 Stunden nach dem Tode, und kann viele Tage anhalten. Völliges Ausbleiben scheint nicht vorzukommen; dagegen fehlt die Starre dem Embryo vor dem 7. Monat. Die Stellung der Gliedmaßen in der starren Leiche entspricht meist der Resultierenden aus der Spannung der erstarrten Muskeln und der Einwirkung der Schwere. Bei sehr plötzlich eintretender Starre bleiben zuweilen die Gliedmaßen in der Stellung, die sie durch Muskelkontraktionen im Augenblick des Todes angenommen hatten (Brinton, Rossbach u. A.), doch scheint diese sog. kataleptische Totenstarre stets mit Rückenmarksverletzungen im Zusammenhang zu stehen (Falk). Auch soll sie künstlich durch Verletzung des Kleinhirns produzierbar sein (Brown-Séquard). Die Starre kann langsam nachlassen und wieder zunehmen, auch nach gewaltsamer Dehnung der Muskeln sich von neuem einstellen (Brown-Séquard).

Auch der isolierte Muskel verkürzt sich nach dem Tode und auch hierauf ist der Name Totenstarre übertragen worden. Auch hier hat die Natur des Tieres, die vorangegangene Anstrengung und besonders die Temperatur den angegebenen Einfluß. Bei 0° bleibt die Starre am Frosche 4—7 Tage aus, bei einer gewissen oberen Grenztemperatur (40° für Kaltblüter, 45—50° für Warmblüter) tritt sie sofort ein und wird dann als Wärmestarre (Pickford) bezeichnet. Rote Muskeln erstarren viel später als weiße (Bierfreund).

Zur Feststellung des zeitlichen Verlaufes der Starreverkürzung genügt das myographische Verfahren, bei äußerst langsamer Umdrehung des Schreibzylinders. Für die Beobachtung ganzer Leichen ist automatische Photographie in langen Intervallen verwendet worden (Hermann & Meirowsky). Um den Einfluß der Schwere auf die Formänderungen zu vermindern, versenkt man die Leichen in Wasser (Grützner u. A.).

Das Nysten'sche Gesetz beruht möglicherweise darauf, daß die oberen Körperteile an Muskeln, welche den weißen näher stehen, reicher sind als die unteren. Am Kaninchen erstarren die Hinterbeine früher als die Vorderbeine; letztere enthalten hier überwiegend rote Muskeln (Bierfreund); beim Frosche (Rana temporaria) erstarren die Beuger vor den Streckern (Langendorff, Nagel); beim Menschen ist es anscheinend umgekehrt (vgl. S. 149).

In der Leiche erstarren Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, später als die anderen (Hermann mit v. Eiselsberg u. A.); das Nervensystem beschleunigt also die Starre, vielleicht durch sein eigenes Absterben, vielleicht aber durch unmerkliche Erregungen; denn subminimale direkte Reizung des Muskels beschleunigt ebenfalls die Erstarrung (Meirowsky).

Die Verkürzung bei der Erstarrung ist wie die bei der Reizung mit Verdickung und geringer Volumverminderung (Schmulewitsch, Hermann & Walker) verbunden, und geschieht mit beträchtlicher Kraft, welche aber geringer ist als die des Tetanus (Walker). Der Muskel wird dabei weißlich, trübe, teigig und weniger elastisch, und völlig unerregbar.

Aehnlich ist das Aussehen des durch Wasser, Säuren, Chloroform etc. getöteten Muskels (Wasser-, Säure-, Chloroformstarre). Die sog. Wasserstarre ist jedoch anfangs nur eine Quellung, welche durch 2prozentige Kochsalzlösung beseitigt werden kann (Biedermann).

Die Angabe, daß totenstarre Gliedmaßen durch Blutinfusion wieder erregbar werden können (Brown-Séquard), wird bestritten (Kühne). Totenstarre Froschherzen sollen durch das Blut wieder zum Schlagen gelangen (Heubel). Gliedmaßen lebender Tiere widerstehen Temperaturen, welche sonst Wärmestarre hervorbringen, und zwar, wie sich am Frosche nachweisen läßt, durch die Zirkulation (Hermann).

Als Ursache der Totenstarre wurde eine der Blutgerinnung analoge Gerinnung im Faserinhalt vermutet (Brücke), welche am ausgepreßten Faserinhalt entbluteter Froschmuskeln wirklich nachgewiesen ist (Kühne); indessen ist dies nicht die einzige Veränderung (s. bei der Muskelchemie) und vermutlich nicht die eigentliche Ursache.

Das Wesen der Totenstarre wird zweckmäßiger erst weiter unten erörtert.

6. Thermische Erscheinungen am Muskel.

a. Bei der Kontraktion.

Die Zunahme der Körpertemperatur durch Muskelanstrengung führte zuerst auf die Vermutung, daß der Muskel bei der Kontraktion Wärme entwickelt. Dies wurde in der Tat am ausgeschnittenen Muskel auf thermoelektrischem Wege (**129**) nachgewiesen (Helmholtz). Die Temperatur des Froschmuskels nimmt durch Tetanus um 0,14 bis 0,18° (Helmholtz), durch einzelne Zuckungen um 0,001 bis 0,005° (Heidenhain) zu.

Auch am lebenden Menschen hat man, schon vor Helmholtz, durch eingestochene Thermonadeln die Erwärmung nachgewiesen (Becquerel & Breschet), später durch Befestigen feiner Thermometer an der Haut über dem Muskel (Béclard, Ziemssen); doch war dieser Nachweis wegen der Einmischung der Zirkulation nicht entscheidend. Sicherer läßt sich am Warmblüter die Wärmebildung nachweisen, indem man ein Thermometer zwischen die Muskeln oder in deren Venen einsteckt, und den Ueberschuß der Temperatur über die in der Aorta gemessene feststellt (M. Smith).

Von großem Interesse ist die Beziehung der Wärmebildung zur nutzbaren Arbeit des Muskels. Vor Allem tritt im Tetanus, in welchem abgesehen von der initialen Verkürzung keine äußere Arbeit geleistet wird, ebenso bei isometrischen Zuckungen, die stärkste Wärmebildung auf; man schließt daraus, daß auch im Tetanus und in der arbeitslosen Zuckung ein Stoffverbrauch im Muskel stattfindet, für welchen auch die Ermüdung und andere Umstände sprechen, daß aber die ganze freiwerdende Energie als Wärme auftritt. Aber auch allgemeiner läßt sich

nachweisen, daß bei der Muskeltätigkeit unter allen denjenigen Umständen, welche die mechanische Arbeit vermindern, ein äquivalentes Quantum von Wärme erscheint, so daß diese, zusammen mit dem Wärmeäquivalent der wirklichen Arbeit, dem Stoffverbrauch entspricht, und diese Summe ein gutes Maß für den letzteren darstellt, welcher direkt schwer zu bestimmen ist (Béclard; Fick, Heidenhain und deren Schüler). Einige hierher gehörige Fälle sind folgende: Der Muskel leistet keine nutzbare Arbeit, wenn er eine Last so auf- und niederbewegt, daß dieselbe beim Niedergehen keine Fallgeschwindigkeit erreicht; seine Wärmebildung ist aber dann ebenso groß, als wenn er die Last gleich lange in der mittleren Höhe tetanisch festhält (Béclard, Chauveau). Auch dann leistet er keine äußere Arbeit, wenn er nach jeder Kontraktion erschlafft, so daß die Last fällt und ihn durch die plötzliche Dehnung jedesmal erwärmt; diese Wärmebildung ist dann äquivalent der Arbeit, welche der Muskel leistet, wenn die Last nach jedem Hube durch einen Sperrhaken festgehalten und so immer höher aufgewunden wird (Fick). Zu berücksichtigen ist bei allen Versuchen dieser Art, daß auf die vom Muskel produzierte Gesamtleistung nicht bloß die Reizstärke, sondern auch die Spannung von Einfluß ist (Heidenhain), welche die Erregbarkeit erhöht (S. 144).

Beim Tetanus ist die Wärmebildung von der Reizfrequenz unabhängig (Heidenhain, Fick, Schönlein) und der Dauer des Tetanus nicht proportional (Fick). Bei isotonischen Zuckungen nimmt die Wärmebildung rascher zu als die Zuckungshöhe (Navalichin, Gad). Die Resultate zahlreicher neuerer Untersuchungen dieses Gebietes (Fick, Schenck, Metzner u. A.) sind noch zu wenig geklärt, um hier Aufnahme zu finden. — Das günstigste Verhältnis des mechanischen zum thermischen Teile der Gesamtenergie wird zu 1 : 2 (Zuntz für Warmblüter) bis 1 : 1 (Danilewsky für Froschmuskeln) angegeben.

Bei der Dehnung erwärmt sich der Muskel, wie Kautschuk (Schmulewitsch).

b. Bei der Erstarrung.

Die postmortale Temperatursteigerung (Kap. XIII) führte auf die Vermutung einer Wärmebildung bei der Totenstarre (Walther). Nachdem festgestellt war, daß eine Leiche, welche man auf Körpertemperatur erwärmt, sich rascher abkühlt, als sie es nach dem wirklichen Tode tat, also ein wärmebildender Prozeß nach dem Tode wahrscheinlich gemacht war (Huppert), wurde direkt nachgewiesen, daß ausgeschnittene Muskeln zur Zeit der Erstarrung sich erwärmen (Fick & Dybkowsky, Schiffer). Diese Erwärmung kann teils von den chemischen Prozessen bei der Erstarrung, teils von dem Festwerden gelöster Eiweißkörper herrühren.

7. Galvanische Erscheinungen am Muskel.

Geschichtliches. Abgesehen von den elektrischen Fischen (Kap. V) war die Beobachtung GALVANI's (1786), daß die Herstellung einer leitenden Schließung zwischen einem Muskel und seinem Nerven zuweilen Zuckung macht, die erste Beobachtung über tierische Elektrizität. Freilich war dieser Versuch unrein, da in dem aus mehreren Metallen zusammengesetzten Schließungsbogen, wie VOLTA alsbald erkannte, eine selbständige Elektrizitätsquelle enthalten war. Doch gelang es GALVANI und namentlich A. v. HUMBOLDT, auch bei nicht metallischer Schließung Zuckungen hervorzubringen (S. 157). Der endgültige Nachweis der tierischen Elektrizitätsquelle war aber erst nach Erfindung des Multiplikators möglich, und wurde 1827 von NOBILI geliefert, indem er im enthäuteten Frosch eine von den Füßen zum Kopf gerichtete elektromotorische Kraft, den sog. „Froschstrom", entdeckte. Auch dieser Strom war noch eine relativ unreine Erscheinung. Erst nach 1840 wurde der Muskelstrom und sein Gesetz von MATTEUCCI und DU BOIS-REYMOND entdeckt, welcher letztere eine mustergültige Methodik schuf und das ganze Gebiet mit physikalischer Schärfe durchleuchtete. Die erste mit der Tätigkeit verbundene elektrische Erscheinung entdeckte MATTEUCCI 1834 in Gestalt der sog. „induzierten" Zuckung (sekundäre Zuckung, S. 162), deren Verständnis aber erst durch DU BOIS-REYMOND's Entdeckung der negativen Stromesschwankung möglich wurde. Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln wurde erst 1867 erkannt, und damit ein Irrtum beseitigt, welcher für die Theorie der tierischen Elektrizität verhängnisvoll geworden war.

Zur Untersuchung tierisch-elektrischer Erscheinungen sind, da die elektromotorischen Kräfte klein (meist $< 0{,}1$ Volt) und die Widerstände groß sind, windungsreiche Galvanometer, am besten mit aperiodischem System (**122**) und gleichartige, unpolarisierbare Elektroden (**120**, **126**) erforderlich. Auch das Kapillarelektrometer (**123**), sowie das Telephon mit Unterbrechungsvorrichtung (**122**) sind gut verwendbar. Ueber Stromnachweis durch physiologische Mittel s. unten S. 156 f. und 162; über Messung der Potentialdifferenzen s. **124**.

a. Erscheinungen am ruhenden Muskel.

1) Verletzte Muskeln. Ruhender Muskelstrom oder Demarkationsstrom.

An partiell verletzten Muskeln hat jeder Punkt des verletzten Teiles niedrigeres Potential als Punkte der unversehrten Oberfläche, verhält sich also „negativ" gegen letztere (ruhender Muskelstrom, MATTEUCCI, DU BOIS-REYMOND). In allen Fällen lassen sich die vorhandenen Ströme aus dem Satze ableiten, daß in jeder verletzten Muskelfaser die Demarkationsfläche zwischen lebendem und totem Faserinhalt Sitz einer gegen den lebenden Teil (abmortual) gerichteten elektromotorischen Kraft ist (HERMANN). Die Größe dieser Kraft beträgt in ihrem nach außen ableitbaren Teil bis über 0,08 Volt (DU BOIS-REYMOND, CHAPMAN); die wahre Kraft ist mindestens 0,1 Volt (SAMOJLOFF).

Durchweg abgestorbene oder totenstarre Muskeln sind

stromlos; dagegen ist bloßer Scheintod (Behandlung mit Aether, Quellung durch Wasser) nicht mit Verlust des Stromes verbunden.

Der ruhende Muskelstrom zeigt sich am regelmäßigsten an einem von zwei künstlichen Querschnitten QQ begrenzten Muskelzylinder (Fig. 71), gleichgültig ob die Längsoberfläche LL die natürliche Oberfläche des Muskels ist oder aus künstlich freigelegten, aber unversehrten Faserflächen (künstlicher Längsschnitt) besteht. An einem solchen Präparat zeigen sich (du Bois-Reymond) sowohl starke Ströme zwischen einem Längs- und einem Querschnittspunkte, als auch schwächere zwischen zwei unsymmetrisch gelegenen Punkten des Längsschnitts, oder solchen der Querschnitte, während symmetrische (d. h. gleich weit vom Aequator, resp. von der Axe entfernte) Längs- oder Querschnittspunkte gegen einander stromlos sind. Die vollständige Untersuchung der elektromotorischen Oberfläche ergibt die in Fig. 71 angegebene Lage der oberflächlichen Strömungslinien (ausgezogen) und Spannungsflächendurchschnitte (punktiert). (Vgl. **113**.) Die stärkste positive Spannung herrscht am Aequator, d. h. um die Mitte des Längsschnittes, die stärkste negative an den Axenendpunkten, d. h. in der Mitte der Querschnitte. Diese Oberflächenbeschaffenheit erklärt sich aus der Lage der elektromotorischen Demarkationsflächen unter den Querschnitten, wenn berücksichtigt wird, daß die Ströme schon im Innern des Muskelzylinders sich großenteils durch die Bindesubstanzen abgleichen müssen.

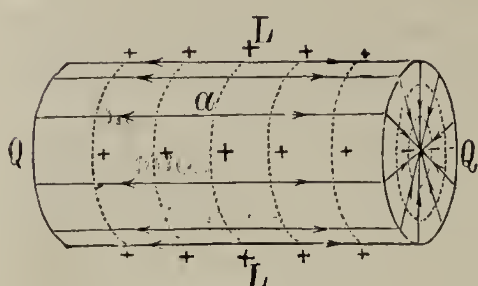
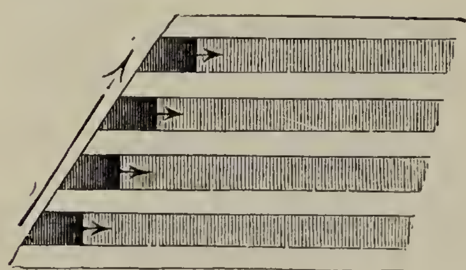


Fig. 71.

Liegen die Querschnitte schräg, so ist die Kurve größter positiver Spannung am Längsschnitt gegen die stumpfen Kanten hin verzogen, während die Punkte größter negativer Spannung am Querschnitt gegen die scharfen Kanten des romboiden Körpers verschoben sind. Der Grund hiervon liegt in einer besonderen Strombildung an den schrägen Querschnitten (Neigungsstrom, du Bois-Reymond), deren Ursache sich aus Fig. 72 ergibt; die Demarkationsflächen der Fasern, welche stets senkrecht zur Faseraxe liegen, bilden mit ihren elektromotorischen Kräften eine kettenartige Anordnung, deren äußere Resultierende der Neigungsstrom ist; die elektromotorische Kraft des Neigungsstroms ist daher größer als die des gewöhnlichen Muskelstroms.


Fig. 72.

Der Muskelstrom läßt sich auch durch Zuckungen nachweisen, hierzu muß in den Kreis desselben der Nerv eines Froschschenkels („stromprüfender Froschschenkel") eingeschaltet sein, dann entsteht bei Schließung oder Oeffnung des Kreises Zuckung des Schenkels (du Bois-

Reymond); ebenso zuckt ein partiell verletzter Muskel, wenn man seinen eigenen Nerven plötzlich auf den künstlichen Querschnitt fallen läßt, so daß der Muskelstrom in den Nerven hereinbricht; diese „Zuckung ohne Metalle“ (Galvani, v. Humboldt) war der erste Beweis für die Existenz einer tierischen Elektrizität. Auch am Muskel selbst kann man den Strom durch Zuckung nachweisen, indem man das Querschnittsende plötzlich in eine leitende Flüssigkeit eintaucht, wobei die Stromesschwankung, durch die äußere Ableitung, den Muskel erregt (Hering); diese Zuckungen wurden früher als Folge chemischer Reizung durch die Flüssigkeit angesehen (vgl. S. 144).

Nicht bloß mit dem Messer hergestellte Querschnitte, sondern auch durch Aetzmittel, Wärmestarre, Quetschung hergestellte partielle Abtötungen (sog. kaustische, thermische Querschnitte), partielle Vergiftung mit Kalisalzen (toxischer Querschnitt) machen negative Stellen, partielle Wasserquellung dagegen, entsprechend dem S. 156 Gesagten, nicht. Aetzt man aponeurotische Flächen, an welche sich die Fasern schräg ansetzen, z. B. den Achillessehnenspiegel des Gastroknemius, so entstehen durch die Aetzung besonders kräftige Neigungsströme (s. oben). Daher zeigen enthäutete Schenkel, oder ganze enthäutete Frösche, wenn ihre Oberflächen durch Salzlösungen oder Hautsekret angeätzt sind, meist im Ganzen aufsteigende Ströme (Nobili's „Froschstrom“).

Künstliche Längsschnitte verhalten sich meist etwas negativ gegen die natürliche Oberfläche des Muskels, wahrscheinlich in Folge longitudinaler Demarkationsflächen verletzter Fasern (Velichi).

2) Unversehrte Muskeln.

Völlig unverletzte Muskeln, welche auch von Fragmenten fremder Muskeln frei sind, zeigen in der Ruhe keinen Strom (Hermann).

Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln ist am unenthäuteten Frosch wegen der Hautströme (Kap. X) nicht demonstrierbar; wendet man Aetzmittel zur Beseitigung derselben an, so dringen diese leicht bis zu den Muskeln durch. Außer an vorsichtig präparierten Skelettmuskeln (Hermann) ist die Stromlosigkeit besonders leicht am Herzen zu zeigen (Engelmann).

Auch glatte Muskeln zeigen den Muskelstrom, wenn künstliche Querschnitte angelegt sind; dieser Strom verschwindet aber nach kurzer Zeit, nämlich sobald die partiell verletzten Zellen in ganzer Länge abgestorben sind; neue Querschnitte geben sogleich wieder Strom; auch hier also zeigt sich die Stromlosigkeit der unverletzten Zellen (vgl. S. 119); ähnlich verhält sich das Herz, dessen Muskelzellen noch getrennte Individuen darstellen, und andere sog. pleiomere Muskeln (Engelmann). Subkutan verletzte gewöhnliche Muskeln verlieren durch eine Art

Heilung des künstlichen Querschnitts nach einiger Zeit ebenfalls dessen Strom, vorausgesetzt, daß Nerv und Blutstrom erhalten sind (ENGELMANN).

3) Einfluß der Temperatur.

Mit zunehmender Temperatur nimmt die elektromotorische Kraft des Muskels zu, bis zu ihrer Vernichtung durch die Wärmestarre; an unversehrten Muskelfasern oder Faserabschnitten verhalten sich wärmere Stellen positiv gegen kältere (HERMANN).

b. Erscheinungen am tätigen Muskel.

1) Die negative Stromesschwankung verletzter Muskeln.

Wird ein Muskel, welcher mit einem künstlichen Querschnitt versehen ist, vom Nerven aus tetanisiert, so ist sein Strom während des Tetanus vermindert, und zwar um so stärker, je stärker die Erregung. Diese negative Stromesschwankung läßt sich mit besonders leichten Magneten auch bei der einzelnen Zuckung nachweisen. Sie tritt auch bei kompensiertem Ruhestrom als ein selbständiger, dem Ruhestrom entgegengesetzter Strom auf, beruht also (**125**) nicht auf Widerstandszunahme, sondern auf Abnahme der elektromotorischen Kraft. (DU BOIS-REYMOND.)

Der Strom fällt bei der Zuckung steil ab, wird aber nicht Null, erhebt sich dann langsamer wieder auf den Anfangswert; die Schwankung dauert etwa 0,004 sek (BERNSTEIN), fällt also in die Latenzzeit.

Zur Feststellung dieser Tatsachen muß man ein dem stroboskopischen (**61**) analoges Verfahren verwenden, d. h. die Reizung in regelmäßigem Rythmus wiederholen, z. B. in den Momenten r_1, r_2, r_3 etc. der Zeitabszisse *R* (Fig. 73), so daß die Schwankungen regelmäßig auf einander folgen. Der Galvanometerkreis wird aber in gleichem Tempo, immer nur auf kurze Momente, geschlossen, z. B. in den Zeiten $a_1 b_1$, $a_2 b_2$ etc. der Zeitabszisse *B*. Auf das Galvanometer wirken also nur die schraffierten Flächendifferentiale der Kurven ein und geben eine ihrer Größe proportionale Gesamtwirkung. Durch Veränderung des Zeitintervalls $r_1 a_1$, $r_2 a_2$, d. h. der Zeit zwischen Reizung und Boussolschluß (Verschiebung der Abszissen *R* und *B* gegen einander) kann man sukzessive alle Teile der Schwankungskurve untersuchen, indem man die jedesmaligen Gesamtwirkungen vergleicht. Der Apparat (Differential-Rheotom von BERNSTEIN) ist in Fig. 74 schematisch in etwas veränderter Konstruktion (HERMANN) dargestellt. Durch den Schnurlauf ff' wird der (auf einem horizontalen Rade angebrachte) Stab ab in schnelle Rotation versetzt. Er trägt an jedem Ende zwei Drahtbürsten. Die Bürsten a streifen bei jeder Rotation einmal über die festen Kupferbänke rr', und schließen dadurch jedesmal den Strom der Kette K und der induzierenden Spirale p, wodurch der Muskel *M* bei *c* einen Induktionsschlag erhält. Die Bürsten b streifen ebenso über die

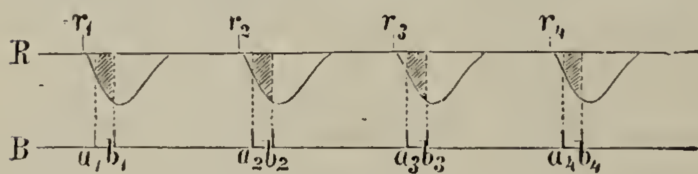


Fig. 73.

Kupferbänke tt', und schließen dadurch jedesmal den dem Galvanometer G zugeleiteten Muskelstrom von lq. Die Bänke tt' sind auf der Scheibe A befestigt, welche drehbar ist, wodurch sich die Stellung der Bänke tt' gegen die Bänke rr', und somit das Inter-

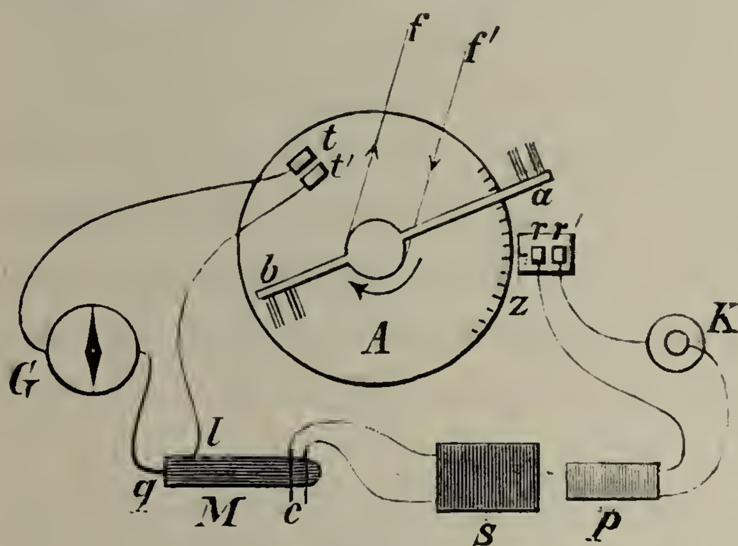


Fig. 74.

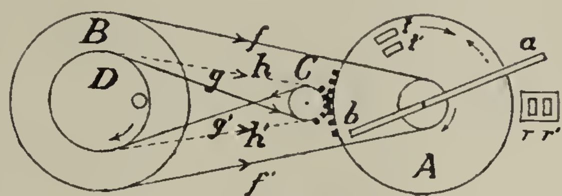


Fig. 75.

vall zwischen Reizung und Stromableitung, ändern läßt. Die jedesmalige Stellung der Scheibe A wird mittels des Zeigers z an ihrer Randteilung abgelesen.

Dreht man mittels der aus Fig. 75 ersichtlichen Vorrichtung die Scheibe A langsam im gleichen Sinne mit der Rotation von ab, so verlängert sich kontinuierlich das Intervall zwischen Reiz und Boussolschluß, und es spielt sich daher der galvanische Vorgang im Verhältnis beider Drehgeschwindigkeiten verlangsamt am Galvanometer ab; wird A entgegengesetzt ab gedreht, wozu nur die Schnur zwischen C und D ungekreuzt anzubringen ist, so spielt sich der Vorgang in zeitlicher Umkehrung ab (Rheostrobograph von Hermann).

Bei sehr leichtem Galvanometermagneten läßt sich auch ohne Repetition die Schwankung analysieren, indem man mittels eines Fall-Rheotoms einzelne Stücke derselben ausschneidet und auf das Galvanometer wirken läßt (Hermann).

Auch das Kapillarelektrometer gestattet (**123**) die Gewinnung einer Kurve des Schwankungsvorganges, aus welcher jedoch die wahre Kurve der Potentialänderung erst abgeleitet werden muß (Burch, Einthoven, Hermann). Der mit dem Apparat Fig. 75 verlangsamte Vorgang läßt sich bei aperiodischem Galvanometer ebenfalls photographieren (Hermann & Matthias; ein Beispiel liefert Fig. 78, S. 161).

Auf die zahlreichen, teilweise einander widersprechenden Angaben über das Verhalten der negativen Schwankung an gedehnten Muskeln, sowie bei isometrischer Kontraktion, und über die Beziehung zwischen Schwankungs- und Arbeitsgröße, kann hier nicht eingegangen werden.

Die Stromesschwankung im Tetanus stellt sich am Galvanometer als eine einfache während des ganzen Tetanus anhaltende Herabsetzung des Muskelstroms dar, wie es die Kurve $b\,p\,q\,m$ in Fig. 76 verdeutlicht ($o\,t$ ist die Abszisse der Zeiten, $a\,b$ die Höhe des Muskelstroms vor dem Tetanus, $m\,n$ dieselbe nachher). Es war aber zu vermuten, daß trotzdem jedem einzelnen Reize eine besondere negative Schwankung entspreche, der Strom also fortwährend auf und nieder gehe, wie es die Kurve $b\,c\,d\,e\,f$ etc. darstellt; der Magnet kann natürlich diesen raschen Schwan-

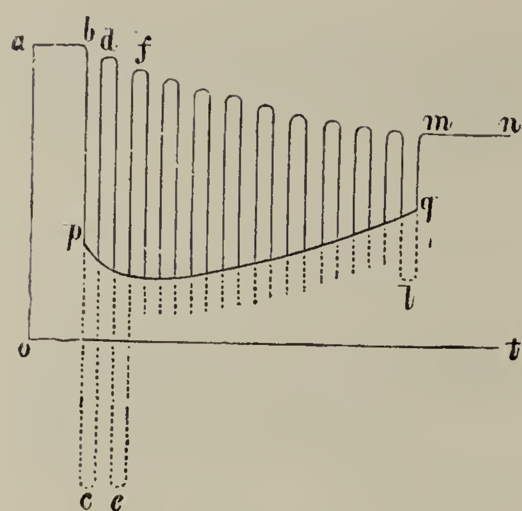


Fig. 76.

kungen nicht folgen, sondern nur ihrem Mittelwert. Diese Vermutung wurde durch den sekundären Tetanus (s. unten) bestätigt (DU BOIS-REYMOND). Auch das Rheotom, welches ja tetanisierend reizt, liefert eine Bestätigung, und lehrt außerdem die Tiefe der Einzelschwankungen kennen, welche in der Figur unbestimmt gelassen ist; sie erreichen die Abszisse *o t* nach BERNSTEIN nicht, während sie sie nach SANDERSON & GOTCH überschreiten.

Auch das Telephon, welches Stromesschwankungen noch empfindlicher anzeigt als der stromprüfende Schenkel (HERMANN), bestätigt die oszillatorische Natur des galvanischen Vorganges im Tetanus: leitet man ihm den Muskelstrom zu, so hört man im Tetanus einen Ton, dessen Schwingungszahl der Reizfrequenz entspricht (BERNSTEIN, WEDENSKY).

2) Der Aktionsstrom unversehrter Muskeln.

Wird ein ausgeschnittener stromloser Muskel vom Nerven aus tetanisiert, so zeigt sich zwischen zwei Ableitungspunkten ein abnervaler (S. 142, Anm.), also, da die Nerveneintrittsstellen meist in der Mitte der Fasern liegen, in der Regel atterminaler Aktionsstrom (HERMANN). Liegen die Ableitungsstellen an beiden Muskelenden, oder sonst annähernd symmetrisch, so ist die Richtung des tetanischen Aktionsstromes schwankend, zuweilen mit der Zeit wechselnd.

Bei einzelnen Zuckungen stromloser Muskeln, welche an dem einen Ende direkt gereizt werden, entsteht ein durch das Rheotomverfahren nachweisbarer doppelsinniger Aktionsstrom: die erste Phase ist dem Gange der Erregungswelle in der Faser gleichläufig, die zweite entgegengesetzt gerichtet. Es verhält sich nämlich jedesmal diejenige Stelle, an welcher sich die Erregungswelle befindet, negativ gegen den ruhenden (oder weniger erregten) Faserrest; die erste Phase tritt also ein, wenn die Welle die erste Ableitungsstelle erreicht, die zweite bei Erreichung der zweiten; das Intervall beider Phasen entspricht in der Tat der Fortpflanzungszeit zwischen beiden Ableitungsstellen; jede erregte Stelle wird ohne Latenzzeit sogleich negativ; die zweite Phase ist wegen der Abnahme der Erregungswelle bei der Leitung (S. 136) schwächer als die erste (BERNSTEIN). Bei indirekter Reizung (s. Fig. 77) tritt auf jeder Seite der Nerveneintrittsstelle ein doppelsinniger Aktionsstrom von gleicher Beschaffenheit ein; die erste, stärkere Phase, mit 1 bezeichnet, rührt von der Welle an

der zuerst erreichten Ableitungsstelle her, die zweite, schwächere (2), von der entfernteren; die erste ist ein abnervaler (atterminaler), die zweite ein adnervaler (abterminaler) Strom; an einer einzelnen Muskelfaser wäre für die Richtung der Phasen offenbar die Nerveneintrittsstelle maßgebend, am ganzen Muskel ist es diejenige (als „nervöser Aequator“ bezeichnete) Querebene, welche von allen Nerveneintrittsstellen mittlere Entfernung hat (Hermann). Liegt die zweite Ableitungsstelle an einem künstlichen Querschnitte, so fällt die zweite Phase vollständig fort, der Aktionsstrom wird einsinnig admortual und geht in die schon oben besprochene Erscheinung der negativen Stromesschwankung über (Hermann). Dieselben Erscheinungen lassen sich auch am Herzen beobachten, wenn Erregungswellen über dasselbe ablaufen, was bei jedem Herzschlage und auch auf künstliche Reize geschieht (Kap. VIII).

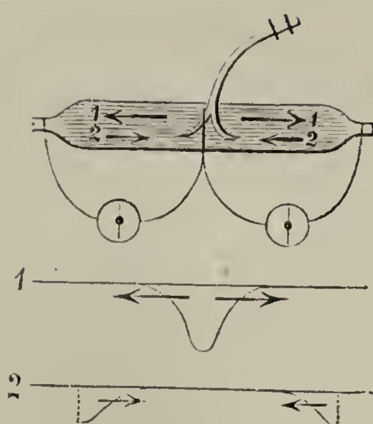


Fig. 77.

In Fig. 78 ist *abcd* die rheostrobographische Kurve (S. 159) des doppelsinnigen Aktionsstromes eines indirekt gereizten Gastroknemius, zwischen nervösem Aequator und Achillessehne; *r* ist die Reizzeit, *rab* die erste, atterminale, *bcd* die zweite, abterminale Phase. Nach Anätzung des Sehnenspiegels fällt die zweite Phase fort, und es entsteht die Kurve *aef*. Durch Subtraktion der Ordinaten ergibt sich die wahre Größe und Gestalt der zweiten Phase in Gestalt der Kurve *ghd*. Man sieht, daß sie wegen des Dekrementes weniger hoch ist als die erste. Die Punkte sind automatische Zeitmarkierungen (je $^1/_{172}$ sek). Das Kapillarelektrometer gibt statt der wahren Kurve *abcd* eine nur einsinnige Exkursion, aus welcher jedoch (**123**) die doppelsinnige Kurve sich ableiten läßt.

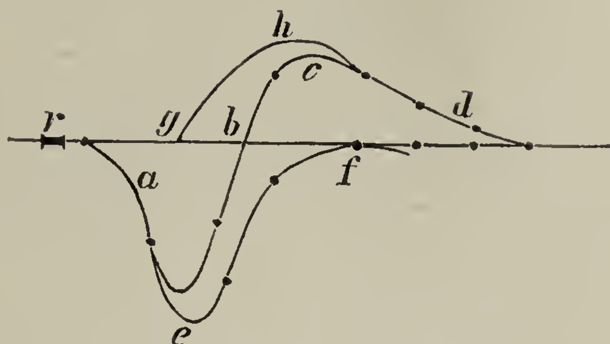


Fig. 78.

Die doppelsinnigen Aktionsströme lassen sich auch am Vorderarm des lebenden Menschen bei Reizung des Plexus brachialis in der Achselhöhle (bei *r r'*) nachweisen, wie Fig. 79 zeigt. Die Ableitung geschieht mit den ringförmig umfassenden Seilelektroden *s g* (*g* ist ein mit Zinklösung gefülltes Glasrohr, in welches der Zinkdraht *z* eintaucht). Der nervöse Aequator liegt am oberen Drittel des Vorderarms. Mit *1* und *2* sind wiederum beide



Fig. 79.

Phasen bezeichnet, und zwar zu beiden Seiten des nervösen Aequators. Hier sind aber beide Phasen gleich stark, d. h. die Erregungswelle zeigt am völlig normal ernährten Muskel kein Dekrement (HERMANN). Auch hier sind ähnliche Kurven wie *a b c d* Fig. 78 photographisch gewonnen.

Beim gewöhnlichen Tetanisieren eines Muskels, ohne Rheotom, kann sich am Galvanometer nur die algebraische Summe der an beiden Ableitungsstellen fortwährend anlangenden Erregungen geltend machen. Da dieselben entgegengesetzte Ströme hervorbringen, so ist die Summe Null, wenn die Erregungswelle jedesmal an beiden Ableitungsstellen in gleicher Stärke anlangt; dagegen entsteht bei ungleicher Stärke ein differentieller Aktionsstrom, d. h. es verhält sich diejenige Ableitungsstelle, an welcher die Wellen stärker anlangen, negativ gegen die andere. Am ausgeschnittenen Muskel verhält sich also, wegen des Dekrementes, im Tetanus immer diejenige Stelle negativ gegen die andere, welche der Reizstelle, resp. dem nervösen Aequator, näher liegt, und dieser dekrementielle Aktionsstrom wird mit zunehmendem Absterben stärker. Liegt die eine Ableitungsstelle an künstlichem Querschnitt, so ist der Aktionsstrom wegen des Fehlens der Gegenphasen besonders stark, und mit der negativen Schwankung identisch. Umgekehrt zeigt sich am lebenden Körper kein Aktionsstrom im Tetanus (außer bei abnorm heftiger Reizung), und ebenso wenn die Erregungswellen abwechselnd von beiden Seiten herkommen, wie bei direktem Tetanisieren eines unverletzten Muskels mit die ganze Länge durchlaufenden Wechselströmen (HERMANN).

Die doppelsinnigen Aktionsströme sind ein gutes Mittel zur Messung der muskulären Leitungsgeschwindigkeit (BERNSTEIN), ja für die der menschlichen Muskeln (S. 136) nahezu das einzige.

Der in Fig. 79 dargestellte Aktionsstrom ist ziemlich die einzige sichere galvanische Muskelwirkung am lebenden Menschen. Der bei willkürlicher Anstrengung der Muskeln eines Armes in diesem erscheinende aufsteigende Strom (DU BOIS-REYMOND) ist der einsteigende Sekretionsstrom der Haut (HERMANN & LUCHSINGER); vgl. Kap. X.

3) Die sekundäre Zuckung und der sekundäre Tetanus.

Legt man auf einen Muskel den Nerven eines Froschschenkels, so daß der Muskelstrom durch den Nerven fließt, so zuckt der Schenkel bei jeder Zuckung des ersten Muskels mit (MATTEUCCI). Diese sekundäre Zuckung beruht auf der negativen Schwankung des Muskelstroms (DU BOIS-REYMOND). Bringt man ferner den ersten Muskel zum Tetanus, so gerät der stromprüfende Schenkel in sekundären Tetanus (DU BOIS-

Reymond), ein Beweis für die diskontinuierliche Natur der Stromesschwankung im Tetanus (S. 160).

Zeichnet man die sekundäre Zuckung myographisch auf, um ihren Zeitabstand von der primären Zuckung zu erkennen, so ergibt sich, daß der zweite Nerv seinen Reiz empfängt, ehe die primäre Zuckung begonnen hat; die negative Stromesschwankung des Muskels fällt also in das Latenzstadium der Kontraktion (Helmholtz, s. auch S. 160).

Auch die Aktionsströme unversehrter Muskeln geben sekundäre Zuckung und sekundären Tetanus (du Bois-Reymond).

Wenn die willkürliche anhaltende Kontraktion ebenfalls ein Tetanus ist (S. 134 f.), so wäre zu erwarten, daß auch sie einen sekundären Tetanus gibt. Dies ist aber nicht der Fall (du Bois-Reymond), und zwar läßt sich beweisen, daß nicht etwa die Größe der Leitungswiderstände (Haut etc.) der Grund ist (Hermann). Beim Strychnintetanus des Frosches, welcher wie der willkürliche Tetanus von zentralen Ganglienzellen innerviert wird, erhält man ebenfalls nur schwierig einen schwachen sekundären Tetanus. Die Ursache liegt in beiden Fällen möglicherweise darin, daß die Phasenabläufe in den einzelnen Fasern bei zentraler Reizung sich so auf die Zeit verteilen, daß einheitliche Wirkungen nach außen kaum zu stande kommen (Boruttau).

Die sekundäre Zuckung tritt auch beim natürlichen Herzschlag auf, und zwar zuckt der Muskel, dessen Nerv dem Herzen angelegt ist, jedesmal vor der Systole; also auch hier fällt der galvanische Vorgang lange vor die Kontraktion (Kölliker & H. Müller). Da die Nervi phrenici dem Herzbeutel anliegen, sieht man zuweilen den Herzschlägen isochrone sekundäre Zwerchfellkontraktionen (Schiff u. A.).

Dehnung des primären Muskels erleichtert den Eintritt der sekundären Zuckung und des sekundären Tetanus, und zwar unabhängig von Gestalt- und Lageveränderungen (Meissner, Biedermann), vielleicht nur infolge erhöhter Erregbarkeit (S. 144). Wird der primäre Muskel so frequent gereizt, daß nur Anfangszuckung eintritt, so zeigt sich auch sekundär statt Tetanus nur Anfangszuckung (Schönlein).

Sekundäre Zuckung von Muskel zu Muskel. Preßt man zwei Muskeln mit einem Teil ihrer Länge fest aufeinander, so zuckt bei Reizung des einen der andere mit, und zwar ebenfalls durch Vermittlung des Aktionsstroms (Kühne). In vertrocknenden Gliedmaßen (vgl. S. 144) pflanzen sich, wohl aus der gleichen Ursache, Zuckungen von Muskel zu Muskel fort (Biedermann). Warum (anscheinend auch im Kühne'schen Versuch) Trockenheit den Vorgang begünstigt, ist noch unklar.

c. Leitungswiderstand und Polarisierbarkeit des Muskels.

Der Leitungswiderstand der Muskeln ist wie derjenige aller feuchten Gewebe sehr bedeutend (etwa $2^1/_2$ Millionen mal so groß als der des Quecksibers), und in der Querrichtung bis über 9 mal so groß als in der Längsrichtung; am starren Muskel ist dieser Unterschied verschwunden (Hermann). In der Wärme nimmt der Widerstand ab, in der Kälte zu, wie bei anderen elektrolytischen Leitern (Hermann & Boll).

Bei der Tätigkeit nimmt der Leitungswiderstand des Muskels scheinbar ab (du Bois-Reymond).

Wird ein lebender Muskel galvanisch durchströmt, und gleich darauf die durchströmte Strecke mit einem Galvanometer verbunden, so zeigt dieselbe eine eigene, dem durchgeleiteten Strome entgegengesetzte elektromotorische Kraft, welche rasch verschwindet (Peltier). Jeder Teil der durchflossenen Strecke zeigt für sich dieselbe Wirkung (du Bois-Reymond). Der Muskel wird also durch den Strom innerlich polarisiert.

Der Betrag dieser Polarisation (meßbar durch ihre elektromotorische Kraft dividiert mit der Intensität des polarisierenden Stromes, oder auch durch die Differenz des scheinbaren Widerstandes gegen konstante und Wechselströme; beide Maße sind theoretisch identisch) ist sehr bedeutend, obwohl es nicht gelingt, sie in voller Größe darzustellen. Sie nimmt nämlich nach der Oeffnung ungemein schnell ab und entwickelt sich auch bei der Schließung fast momentan, wächst aber nachher noch lange bedeutend an; diese Vorgänge werden durch Wärme stark beschleunigt. In der Querrichtung ist die Polarisation sehr viel größer als in der Längsrichtung, ungefähr im Verhältnis beider Widerstände (s. oben), so daß letztere wahrscheinlich nur auf der verschiedenen Polarisierbarkeit beruhen. Diese aber kann dadurch erklärt werden, daß jede Faser nur an ihrer Mantelfläche polarisierbar ist, so daß bei Querdurchströmung zahlreiche Polarisationsflächen auf einander folgen. (Hermann.)

Bei Längsdurchströmung unverletzter Muskeln werden ebenfalls die Mantelflächen quer durchsetzt, also polarisiert. Daß auch zwischen den Elektroden jede Teilstrecke Polarisation zeigt, ließe sich aus elektrotonischer Ausbreitung erklären (s. beim Nerven). Da aber auch bei Zuleitung des Stromes mittels zweier künstlicher Querschnitte noch eine Polarisation stattfindet, welche mit der Streckenlänge wächst, so muß ein Teil der Polarisation in der Kontinuität der Fasersubstanz ihren Sitz haben, nach Art der Polarisation befeuchteter poröser Stoffe (von Hering bestritten). Die Widerstandsverhältnisse deuten darauf, daß die Polarisation an den Mantelflächen groß genug ist, um die Ströme vom Faserinhalt fast abzuhalten, die Polarisation ist also derjenigen der Metalle vergleichbar (Hermann). An den natürlichen Faserenden soll die Polarisation stärker sein als in der Kontinuität (du Bois-Reymond). Das Schwinden der Polarisation erfolgt nach Querdurchströmung weit schneller als nach Längsdurchströmung, vermutlich weil bei ersterer die entgegengesetzten Ionen nur um mikroskopische Beträge von einander getrennt sind (Hermann).

War der Strom kräftig und die Schließungsdauer kurz, so geht der negative Nachstrom sofort in einen gleichsinnigen („positiven"), lange anhaltenden Strom über, ja letzterer kann unmittelbar nach der Oeffnung schon auftreten; diese letztere Wirkung tritt nur am lebenden, die negative auch am toten Muskel ein; gekochte Muskeln zeigen überhaupt keine Nachwirkung (du Bois-Reymond). Dieser positive Nachstrom ist an die

anelektrotonische Strecke und deren Oeffnungserregung geknüpft; jeder der Anode nähere Punkt ist stärker erregt als der entferntere, verhält sich also gegen letzteren negativ, wodurch ein dem polarisierenden Strome gleichsinniger Aktionsstrom entsteht (Hermann; Hering & Biedermann).

Diese Erklärung läßt sich dadurch beweisen, daß der positive Nachstrom am stärksten auftritt, wenn die ableitenden Elektroden an die Anode selbst und einen ihr nahegelegenen intrapolaren Punkt angelegt werden. Noch sicherer wird der Beweis dadurch, daß man den Strom durch Quer- und Längsschnitt eines Muskels zuleitet, und von beiden Elektroden den Nachstrom ableitet; jetzt tritt positive Phase überhaupt nur bei admortualer, nicht bei abmortualer Stromrichtung auf, weil (S. 142) nur erstere Oeffnungserregung bewirkt; auch genügen hier schon schwache Ströme.

In den extrapolaren Strecken zeigt sich ebenfalls ein Nachstrom, und zwar ist derselbe in der katelektrotonischen positiv, in der anelektotonischen negativ mit kurzem positiven Vorschlag (Hermann).

In den extrapolaren Strecken ist die rein polarisatorische Nachwirkung, wie auch Versuche am Modell (Kap. V) zeigen, beiderseits dem Strome gleichsinnig; in der anelektrotonischen Strecke aber muß ein Aktionsstrom entstehen, welcher dem Strome entgegengesetzt ist. Nun sind die Aktionsströme viel dauerhafter als die Polarisationsströme, daher treten letztere, wo sie den ersteren entgegengesetzt sind, als kurze Vorschläge, oder bei trägem Magneten gar nicht auf. Nach langen Schließungen sind die Polarisationen so stark, daß sie die Aktionsströme überkompensieren können; bei schwachen Strömen können letztere ebenfalls fehlen. Das Schema Fig. 80 verdeutlicht das Prinzip der Nachströme: AC ist die durchflossene Strecke, die Pfeile der Reihe p geben die Richtung der (flüchtigeren) Polarisationsströme, die der Reihe a diejenige der anhaltenderen Aktionsströme an, welche der schwindende Anelektrotonus bewirkt.

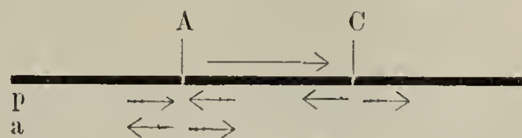


Fig. 80.

Die S. 163 erwähnte scheinbare Abnahme des Leitungswiderstandes bei der Erregung ist im Tetanus diskontinuierlich (Hermann & v. Gendre). Es ist daher wahrscheinlich, daß die wahre Ursache der Erscheinung in Verminderung der Polarisierbarkeit durch die Erregung liegt.

Anhang. Leitungswiderstand und Kapazität des unversehrten Körpers. Der sehr große Widerstand bei Zuleitung eines Stromes zu zwei Körperstellen (meist mehrere Hunderttausend Ohm) hat hauptsächlich in der Haut seinen Sitz, und ist daher von Abstand und Lage beider Zuleitungsstellen wenig abhängig, dagegen sehr abhängig von der Flächengröße der Elektroden, von der Dicke der Haut, vom Feuchtigkeitsgrade der Epidermis und vom Leitungsvermögen der zur Befeuchtung angewandten Flüssigkeit. Nach Abtragung der Haut sinkt er auf einige Hundert Ohm herab (Jolly). Mit zunehmender elektromotorischer Kraft (Zahl der Elemente) und Durchströmungszeit nimmt der Widerstand ab, und zwar auch an der Leiche, vermutlich durch kataphorische und elektrolytische Veränderungen (R. Dubois u. A.). Am Lebenden mischen sich außerdem Hyperämien u. dgl. ein. Der Widerstand gegen Induktionsströme ist im allgemeinen sehr viel geringer als gegen konstante Ströme, und

bei ersteren für die Oeffnungsinduktion geringer als für die Schließungsinduktion (Gärtner); die Ursache liegt vermutlich zum Teil darin, daß die Polarisation um so geringer ist, je flüchtiger der Strom; die Elektrodengröße hat hier wenig Einfluß (v. Frey). Die Angaben einzelner Autoren über Kapazität des menschlichen Körpers gehen vorläufig ungemein auseinander (z. B. in Mikrofarad 0,156 R. Dubois, 0,0002 Wertheim-Salomonson, 0,00005 Heydweiller); auch ist nicht zu entscheiden, wieweit dieselbe auf innerer Polarisation beruht (vgl. **121**).

d. Die Ursachen der galvanischen Muskelwirkungen.

1) Die physiologischen Potentialdifferenzen.

Alle besprochenen Wirkungen lassen sich aus folgenden einfachen Sätzen ableiten (Alterationstheorie von Hermann): 1. In jeder verletzten Muskelfaser verhält sich an der Demarkationsfläche (S. 155) die absterbende Substanz negativ gegen die unveränderte (Demarkationsstrom). 2. In jeder partiell erregten Muskelfaser verhält sich die in Erregung begriffene Substanz negativ gegen die unveränderte, um so stärker, je stärker die Erregung (Aktionsstrom). 3. Wärmerer Faserinhalt verhält sich positiv gegen kälteren. Die funktionelle Bedeutung dieser Ströme liegt vermutlich hauptsächlich in der Fortpflanzung des Erregungsvorganges. Hierzu kommt noch die hohe Polarisierbarkeit an der Oberfläche der Fasern, welche ohne Zweifel ebenfalls mit der elektrischen Erregung und mit der Erregungsleitung in innigster Beziehung steht. Die nähere Begründung wird beim Nerven (Kap. V) gegeben.

Die Beläge für diese Sätze sind in den vorstehenden Tatsachen enthalten, welche durch sie vollständig erklärt werden. Vor Allem die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln; zu ihr kommt noch, daß bei Anlegung eines künstlichen Querschnitts der Muskelstrom nicht momentan in voller Stärke entwickelt ist, sondern einer gewissen, sehr kurzen Entwicklungszeit bedarf (Hermann, Garten). Die einmal geschaffene Demarkationsfläche rückt in der Faser allmählich vor, was sich durch die Säurung (s. unten) nachweisen läßt (du Bois-Reymond), so daß der Demarkationsstrom bis zur völligen Erstarrung der verletzten Faser bestehen bleibt. Die Erregungserscheinungen sind schon oben S. 162 aus dem Satze 2 vollständig abgeleitet.

Bei der plötzlichen Anlegung eines Querschnittes zeigt der Muskel eine ganze Reihe rythmischer Schwankungen des entstandenen Demarkationsstroms; die Periode beträgt etwa 0,009 sek (Garten), die Erscheinung beruht offenbar auf einer rythmischen Erregung durch den mechanischen Reiz, welche sich den S. 143 und 144 erwähnten Vorgängen anschließt.

Der idiomuskuläre Wulst verhält sich als dauernd erregte Stelle negativ gegen die ruhenden Faserteile (Czermak); ebenso, aus gleichem Grunde (S. 132) ein mit Veratrin lokal vergifteter Faserschnitt nach jeder Zuckung (Biedermann).

Die Analogie im elektromotorischen Verhalten des erregten und des absterbenden (erstarrenden) Faserinhalts stellt sich neben zahlreiche andere Analogieen dieser beiden Muskelveränderungen.

Die Eigenschaft, auf partielle Tötung elektromotorisch zu reagieren, und zwar mit Negativität der absterbenden Substanz, kommt allen protoplasmatischen Gebilden im Tier- und Pflanzenreich zu (Hermann). So ist an Pflanzen jede verletzte Stelle negativ gegen die unversehrte Oberfläche (Buff, Hermann, vgl. auch S. 119), ebenso an tierischen Organen aller Art, Drüsen, Knochen etc. (Matteucci), jedoch nur solange sie ungeronnenes Blut enthalten (Hermann), vor allem aber am Nerven (s. d.). Auch die Haut- und Sekretionsströme (Kap. X) sind auf das gleiche Prinzip zurückführbar; sie beruhen auf Negativität des sich schleimig oder hornig metamorphosierenden Zellanteils gegen den noch protoplasmatischen (Hermann).

Auch morphologische Prozesse sind mit elektromotorischen Wirkungen verbunden. Z. B. ist an keimenden Pflanzensamen das Würzelchen, sowie die Blättchen negativ gegen die Kotyledonen (Hermann, Müller-Hettlingen).

2) Die physikalische Natur der Potentialdifferenzen.

Die Hoffnung, einen Einblick in die physikalische Natur der angeführten Potentialdifferenzen auf Grund der neueren Elektrochemie zu gewinnen, hat sich bisher nicht erfüllt.

Der nächstliegende Gedanke, daß eine Flüssigkeitskette (**119**) vorliege, schon von du Bois-Reymond diskutiert, hat eine scheinbare Stütze in der Säurung durch Absterben und durch Tätigkeit (s. unten), und findet manche Vertreter (Oker-Blom u. A.): es ist aber schwer, anzunehmen, daß bei den ungemein flüchtigen Aktionsstromphasen, besonders am Nerven (an welchem die Säurung sogar zweifelhaft ist), diese Erklärung ausreicht. Auch auf bloße Konzentrationsketten (**118**) hat man die Erscheinungen zurückzuführen gesucht. Manche zweifeln überhaupt an der demarkativen Natur des Ruhestroms und meinen, daß die Potentialdifferenz an der Grenze zwischen Inhalt und Sarkolemm ihren Sitz habe (sie kann dann natürlich erst nach Verletzung wirksam werden), und ihre Quelle vielleicht in elektiver Permeabilität des Sarkolemms für gewisse Ionen; auch dann aber würden die Aktionsströme ganz unerklärt sein. — Besondere theoretische Schwierigkeiten bietet vorläufig die hohe Polarisierbarkeit der Faseroberfläche.

Anhang. Hier sei erwähnt, daß die trockene Haut, die Haare etc. durch Reibung Anlaß zu statischen elektrischen Ladungen, ja zur Funkenbildung geben können. Federn werden beim Schwingen in Luft positiv; beim Reiben an einander nehmen Federn und Haare bestimmte Spannungen an, welche möglicherweise für die geordnete Lage des Gefieders und Pelzes von Bedeutung sind (Exner).

8. Chemie und chemische Erscheinungen des Muskels.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Das käufliche Fleisch reagiert meist sauer. Die Reaktion des frischen ruhenden Muskels ist aber neutral, oder durch die Bespülung mit alkalischen Säften (Lymphe) schwach alkalisch (Enderlin, v. Bibra, du Bois-Reymond). Das Fleisch enthält folgende Bestandteile:

1. eine Anzahl von gelösten Eiweißkörpern, bei 45—70° gerinnend; der bei 60—70° gerinnende ist gewöhnliches Albumin;

2. unlösliche Eiweißkörper und Albuminoide (Kollagen, Elastin etc.), letztere zum Teil nicht der eigentlichen Muskelfaser, sondern dem Bindegewebe, Sarkolemm etc. angehörig.

3. sehr variable Fettmengen;

4. verschiedene Kohlehydrate, nämlich Glykogen (Nasse), in besonders großer Menge bei Embryonen und jungen Tieren (Mac Donnell), daneben dessen Umwandlungsprodukte: Dextrin (Limpricht) und Traubenzucker (Meissner), wohl erst postmortal entstanden (O. Nasse); ferner Inosit in größeren Mengen;

5. organische Säuren: hauptsächlich Fleischmilchsäure und flüchtige Fettsäuren (Ameisensäure, Essigsäure);

6. eine Anzahl Guanidin- und Purinsubstanzen, sowie Nukleinsäuren: Kreatin, Karnin, Hypoxanthin (Sarkin), Xanthin, Inosinsäure (S. 109), Phosphorfleischsäure, zuweilen Harnsäure;

Die Phosphorfleischsäure (Siegfried) ist eine als Eisenverbindung („Karniferrin") dargestellte Nukleinsubstanz, welche im isolierten Zustande nicht bekannt ist, und bei der Spaltung neben Phosphorsäure, Kohlensäure, Bernsteinsäure und Milchsäure eine Kohlehydratgruppe und Fleischsäure ($C_{10}H_{17}N_3O_5$) liefert; letztere soll mit dem S. 107 angeführten α-Trypsinpepton identisch sein.

7. einen roten Farbstoff, meist Hämoglobin (Kühne);

8. Salze, besonders Kalisalze;

9. Wasser;

10. Gase, hauptsächlich Kohlensäure; auspumpbarer Sauerstoff ist auch im lebenden Muskel nicht vorhanden (Hermann).

Die prozentische Zusammensetzung des Rindfleisches ist folgende (Lehmann):

Wasser	70 —80	Leim	0,6 —1,9
Feste Bestandteile	20 —26	Kreatin	0,07—0,14
Unlösliche Eiweißkörper (darunter Myosin, Sarkolemme etc.)	15,4—17,7	Fett	1,5 —2,3
		Milchsäure	1,5 —2,3
		Phosphorsäure	0,66—0,7
Lösliche Eiweißkörper und Kalialbuminat	2,2— 3,0	Kali	0,5 —0,54
		Andere Aschenbestandteile	0,17—0,26

Vorstehendes sind die Bestandteile des toten Muskels. Der lebende läßt sich nicht chemisch untersuchen, weil jede Verarbeitung, schon die Zerkleinerung, durch Reizung und Totenstarre Veränderungen mit sich bringt.

b. Der Stoffumsatz in der Ruhe.

Wie alle Gewebe zeigt der Muskel eine beständige Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, welche sich durch die Umwandlung des zuströmenden arteriellen Blutes in venöses zu erkennen gibt.

Auch an ausgeschnittenen Muskeln läßt sich eine Sauerstoffaufnahme und eine Kohlensäureausgabe nachweisen (du Bois-Reymond, G. Liebig); die Prozesse finden auch in entbluteten Muskeln statt, sind also nicht dem Blute der Muskelgefäße, sondern der Muskelsubstanz selbst zuzuschreiben.

Starre Muskeln zeigen an der Luft einen ähnlichen Gaswechsel (Hermann), welcher jedenfalls zum überwiegend größten Teil nicht einem funktionellen Prozeß, sondern anderen Zersetzungen zuzuschreiben ist.

Das Sauerstoff-Anziehungsvermögen des Muskels kann durch reduzierende Wirkungen nachgewiesen werden (Grützner, Gscheidlen).

c. Der Stoffumsatz bei der Erstarrung.

Schon oben ist erwähnt, daß die Erstarrung mit der Abscheidung eines Gerinnsels im flüssigen Faserinhalt verbunden ist.

Letzteren erhält man möglichst unverändert (Kühne): durch Auspressen der Muskeln, nach Entfernung des Blutes durch Ausspritzen der Gefäße mit isotonischer Kochsalzlösung; oder durch Gefrierenlassen entbluteter Muskeln, Zerkleinerung mit abgekühlten Instrumenten und Filtration bei wenig über 0°, am besten nach Verdünnung mit abgekühlter Kochsalzlösung.

Der trübe, neutrale oder schwach alkalische Saft, das Muskelplasma, gerinnt von selber, um so schneller, je höher die Temperatur; zuerst gleichmäßig gallertartig, so daß man den Vorgang nur am Zähwerden und am Nichtausfließen beim Umkehren des Gefäßes bemerkt; später zieht sich das Gerinnsel (Myosin) unter Bildung von Flocken und Fetzen zusammen, wobei die Masse sich stark trübt; hierbei wird eine saure Flüssigkeit frei (Muskelserum).

Zu diesen Versuchen eignen sich am besten Froschmuskeln, jedoch gelingen sie auch an Warmblütermuskeln (Halliburton). Die Gerinnung wird neuerdings vielfach als der Fibringerinnung des Blutes analog aufgefaßt; ein Enzym soll zwei gelöste Eiweißkörper, das Myosinogen und Paramyosinogen (S. 106), als Myosinfibrin (S. 107) zur Ausscheidung bringen.

Weiter ist festgestellt, daß die Reaktion des starren Muskels sauer ist (du Bois-Reymond); die entstehende freie Säure ist wahrscheinlich

Milchsäure. Ferner findet Kohlensäurebildung beim Erstarren statt; der Kohlensäuregehalt der Muskelsubstanz ist nämlich viel kleiner, wenn der Muskel durch siedendes Wasser ohne Erstarrung getötet ist, als wenn er zum Erstarren Zeit hatte (HERMANN). Auch eine Abnahme des Glykogengehalts findet statt (O. NASSE).

Die Erstarrung ist hiernach mit komplizierten chemischen Umsetzungen verbunden, welche noch nicht völlig übersehbar sind. Wird ein lebender Muskel in siedendes Wasser geworfen, so koagulieren zwar seine Eiweißstoffe und er verkürzt sich beträchtlich, es findet aber keine Säurung statt (DU BOIS-REYMOND), und ebensowenig die anderen eben erwähnten Prozesse. Zum Erstarren gehört also längeres Verweilen auf Temperaturen unter 40°; dicke Muskeln können beim Brühen in ihren inneren Schichten sauer werden, weil sie hier nicht sogleich Siedehitze annehmen.

d. Der Stoffumsatz bei der Tätigkeit.

Der Stoffumsatz des arbeitenden Muskels hat als notwendiges chemisches Substrat der Arbeit ein besonderes Interesse. Bei der ersten Untersuchung dieser Art wurde festgestellt, daß von zwei Portionen ausgeschnittener Muskeln diejenige, welche nach dem Ausschneiden anhaltenden Reizungen ausgesetzt war, eine andre chemische Zusammensetzung hatte als die in Ruhe gebliebene: das Wasserextrakt war bei jener vermindert, das Alkoholextrakt vermehrt (HELMHOLTZ).

Die nächste feststellbare Tatsache war, daß die Atmung des Muskels durch die Tätigkeit erhöht wird. Zuerst wurde dies an dem Gaswechsel des Gesamtorganismus beobachtet (REGNAULT & REISET), dann auch am isolierten Muskel (MATTEUCCI, VALENTIN, HERMANN), und endlich auch durch die Untersuchung des den Muskel natürlich oder künstlich durchströmenden Blutes und seiner Gase (LUDWIG mit SCZELKOW und SCHMIDT). Der respiratorische Quotient (Kap. IX) des Muskels und des Gesamtorganismus wird durch Arbeit vergrößert.

Nach Bestimmungen am Blute des Pferdemuskels soll der Gaswechsel bei der Tätigkeit über 20 mal so groß sein als in der Ruhe (CHAUVEAU & KAUFMANN). Aus der Mehrproduktion an CO_2 während bestimmter Arbeiten des Menschen berechnet sich, wenn man Zuckerverbrennung zu Grunde legt, daß nur etwa $^1/_8$ der Energie als Arbeit auftritt (HANRIOT & RICHET); vgl. jedoch S. 154.

Die Reaktion des Mushels wird durch Anstrengung sauer (DU BOIS-REYMOND), wie es scheint durch Bildung von Milchsäure.

Endlich soll der Glykogengehalt der Muskeln durch Tätigkeit sich vermindern (BRÜCKE & WEISS, CHANDELON u. A.).

Andere Angaben, über Verminderung des Eiweißgehaltes durch die Arbeit, über Bildung von Kreatin und anderen N-haltigen Extraktivstoffen, über Bildung oder Verbrauch von Zucker, Fetten, Fettsäuren u. dgl., sind teils unrichtig, teils betreffen sie inkonstante, an die Arbeit nicht notwendig gebundene Zersetzungen. Sind die arbeitenden Muskeln noch im Kreislauf, so werden Stoffwechselprodukte weggeführt, und die Vergleichung der Muskeln mit den ruhenden ergibt dann Resultate, welche den obigen, jedoch nur scheinbar, widersprechen.

Die angeführten Umsetzungen liefern noch kein befriedigendes Bild von dem der Muskelarbeit zu Grunde liegenden chemischen Prozeß. Da durch direkte Vergleichung ausgeruhter und angestrengter Muskeln sich nicht mehr hat entnehmen lassen, so hat man den Gesamthaushalt ruhender und arbeitender Tiere und Menschen verglichen. Außer der schon erwähnten Steigerung des Gaswechsels beobachtete man vielfach eine Erhöhung des Eiweißkonsums (der Harnstoffausscheidung) durch die Arbeit. Man nahm daher an (Liebig u. A.), daß die Arbeit wesentlich Eiweiß verzehre, und letzteres daher die eigentliche Arbeitskost (dynamogene Nahrung) sei, während die N-freien Nährstoffe nur zur Wärmebildung dienen (thermogene Nahrung). Daß der Muskel aus Eiweiß besteht, wurde als zweiter Beweis hinzugefügt; mit Unrecht, denn auch die Dampfmaschine verzehrt nicht ihr eigenes Metall, sondern Brennmaterial. Aber vor allem ist die Erhöhung des Eiweißkonsums durch die Arbeit bis in die neueste Zeit streitig. In vielen Fällen fehlte sie (Voit u. A.), in anderen war sie ebenso sicher vorhanden (Pavy, Argutinski u. A.). Entweder also rührt sie in den letzteren Fällen von Nebenumständen, z. B. Abnutzung des Muskels durch ungewöhnliche Anstrengung, gesteigerte Eiweißaufnahme u. dgl. her, oder sie ist in den ersteren nur dadurch verdeckt, daß wegen Eiweißmangels andere Organe zu Gunsten des Muskels ihren Eiweißkonsum vermindert haben (Pflüger).

Gegen die Theorie von der dynamogenen Bedeutung der N-haltigen, und der thermogenen der N-freien Nährstoffe sind noch folgende Umstände angeführt worden (M. Traube): 1. Auch bei sehr stickstoffarmer (pflanzlicher) Kost kann bedeutende mechanische Arbeit geleistet werden; die meisten Arbeitstiere sind Pflanzenfresser, die Bienen sind bei bloßer Honignahrung fortwährend in Bewegung. 2. Kaltblütige Tiere, und ebenso Tiere und Menschen in heißen Zonen, deren Wärmebildung somit nur gering zu sein braucht, leben dennoch zum großen Teil von stickstoffarmer Pflanzenkost. 3. Fleischfresser haben trotz ihrer geringen Aufnahme an stickstofflosen Stoffen, dennoch eine genügende Wärmeproduktion, auch ohne etwa durch reichliche mechanische Arbeit sich die nötigen stickstofflosen Spaltungsprodukte zu verschaffen. Endlich hat sich direkt ergeben, daß die in einer bestimmten Zeit verbrauchten Eiweißkörper (aus der Harnstoffausscheidung berechnet) auch nicht entfernt ausreichen, um die in derselben Zeit geleistete Arbeit zu erklären, selbst wenn man ihre Verbrennungs-

wärme übertrieben hoch annähme (Fick & Wislicenus, Frankland); hiermit steht im Einklang, daß in Gebirgsgegenden die Bewohner für anstrengende Touren als Proviant nur Speck und Zucker mitzunehmen pflegen, und daß Zuckergenuß die Leistungsfähigkeit der Muskeln steigert.

e. Natur der chemischen Prozesse im Muskel.

Obwohl vor Entscheidung der letzterwähnten Frage von einer Erkenntnis des chemischen Prozesses bei der Muskelarbeit nicht die Rede sein kann, läßt sich doch in einer gewissen Richtung etwas tiefer in seine Natur eindringen. Jener Prozeß hat nämlich offenbar tiefe Analogien mit demjenigen bei der Erstarrung. Ja die Mengen freier Säure und der Kohlensäure, welche ein isolierter Muskel bei der Erstarrung bildet, fällt genau um so viel kleiner aus, wie er vor der Erstarrung durch Kontraktion gebildet hat (J. Ranke, Hermann). Man muß hieraus schließen, daß bei Kontraktion und Erstarrung die gleiche Substanz zur Zersetzung kommt, und der isolierte Muskel einen bestimmten Vorrat derselben enthält.

Obgleich der Muskel keinen auspumpbaren Sauerstoff enthält, kann er ohne Blutzufuhr in O-freien Atmosphären und im Vakuum sowohl zahlreiche Kontraktionen vollziehen als auch totenstarr werden. Der chemische Prozeß, welcher bei diesen beiden Akten sich vollzieht, ist also keine Oxydation, sondern eine Spaltung, bei welcher, wie die freiwerdende Kraft beweist, stärkere Affinitäten gesättigt werden (Hermann). Da der sich selbst überlassene Muskel beständig Kohlensäure bildet, so darf vermutet werden, daß der gleiche Spaltungsprozeß schon in der Ruhe langsam abläuft, und zur Erstarrung führt, wenn der Vorrat der spaltbaren Substanz erschöpft ist, daß ferner Wärme und plötzliche Reize den Spaltungsprozeß beschleunigen. Die krafterzeugende (inogene) Substanz muß wegen der Kohlensäure- und Milchsäurebildung kohlenstoffhaltig sein; manche vermuten dieselbe in dem Glykogen; indes geht die Milchsäure nicht aus dem Glykogen hervor, da auch glykogenfreie Muskeln bei der Starre Milchsäure bilden. Jedenfalls muß die krafterzeugende Substanz oder eine Vorstufe derselben durch das Blut zugeführt werden, da nur dies die Erschöpfung des Muskels verhindern kann. Da aber nur arterielles Blut diese Eigenschaft hat, muß weiter geschlossen werden, daß auch Sauerstoff sich an dem beständigen Ersatz der fraglichen Substanz beteiligt, also eine oxydative Synthese vorliegt. Außerdem gehört zur Erhaltung des Muskels die Fortschaffung der Umsatzprodukte (Kohlensäure, Milchsäure) durch das Blut.

Daß auch Eiweiß bei der Muskelarbeit beteiligt ist, wird schon dadurch wahr-

scheinlich, daß beim Erstarren eine Myosingerinnung stattfindet, und die Mechanik der Verkürzung doch nur an die Formbestandteile der Faser geknüpft sein kann, welche aus Eiweiß bestehen. Sollte aber ein wirklicher Konsum von Eiweiß bei der Arbeit nicht stattfinden (s. oben), so könnte man doch annehmen, daß die spaltbare inogene Substanz — deren man bei ihrer fast explosiven Zersetzlichkeit nicht habhaft werden kann — auch Eiweiß enthält, das sich (als Myosin) abspaltet, aber bei der restitutiven Synthese (s. oben) wieder zur Verwendung kommt. Die Ermüdung könnte als Zurückbleiben der Restitution hinter der Spaltung betrachtet werden, wobei vielleicht das abgespaltene Eiweiß definitiv verbraucht wird (Abnutzung des Muskels).

Das was hier als Spaltung bezeichnet ist, wird auch als „Dissimilation", und der restitutive Vorgang als „Assimilation" bezeichnet (Hering). Die gegenseitige Unabhängigkeit beider Prozesse dokumentiert sich in der Veränderlichkeit des respiratorischen Quotienten (Kap. IX) und in seiner Zunahme bei der Arbeit (Hermann). In der Arbeit ist das Restitutionsbedürfnis besonders groß, die Beschleunigung der Blutzufuhr (S. 150) daher verständlich.

9. Zur Theorie der Muskeltätigkeit.

Die wesentliche Eigenschaft des Muskels ist die Fähigkeit, jeden Augenblick in den verkürzten Zustand übergehen zu können, aus demselben aber sogleich wieder in den gewöhnlichen zurückzukehren. Sehr bemerkenswert ist es, daß die letztere Eigenschaft durch jede Schädigung des Muskels am meisten leidet (vergl. S. 132, 136), und daß der natürliche Tod des Muskels ebenfalls mit einer vorübergehenden (S. 151) Verkürzung verbunden ist. Es ist daher gerechtfertigt, die Kontrakturen durch abnorme Reize, Ermüdung, Absterben, Veratrin u. dgl. als Uebergangszustand zur Totenstarre aufzufassen, und überhaupt die zahlreichen Analogien zwischen Kontraktion und Erstarrung (Formänderung mit Wärmebildung, Negativität, Säurung, Kohlensäure-Produktion) zum Ausgangspunkt weiterer Betrachtung zu machen (Hermann).

Das Problem der Verkürzung selbst, sowohl bei Reizung wie bei der Totenstarre, ist als ein wesentlich morphologisches der Lösung vermutlich noch sehr fern. Auch der Umstand, daß bei der Erstarrung eine Koagulation stattfindet, und jedes gefaserte eiweißhaltige Gewebe (Sehnen, Nerven, Fibrinflocken etc.) sich bei der Koagulationstemperatur des Eiweißes in der Faserrichtung verkürzt (Hermann), fördert das Verständnis wenig, da erstens diese Gerinnungsverkürzung selbst noch nicht erklärt, und zweitens bei der gewöhnlichen Kontraktion eine Gerinnung nicht nachgewiesen ist.

Gewöhnlich betrachtet man als die unmittelbare Ursache der Verkürzung eine Anziehung von Teilchen in der Längsrichtung des Muskels, ohne daß aber diese Teilchen und die Natur der Anziehungskraft ermittelt wären. (Der SCHWANN'sche Versuch, S. 138, spricht nur scheinbar dagegen.) Die Anisotropie zur Erklärung heranzuziehen, scheitert zunächst daran, daß dieselbe sich durch die Kontraktion nicht ändert; auch sind die meisten nicht kontraktilen Fasern ebenfalls anisotrop. Alle spezielleren Theorien müssen als teils widerlegt, teils verfrüht oder unzureichend bezeichnet werden.

Manche (BOTTAZZI u. A.) nehmen an, daß die anisotropen Elemente nicht die einzigen kontraktilen sind, sondern auch die isotrope Substanz, das Sarkoplasma, mit der Fähigkeit zu relativ langsamer und dauernder Kontraktion begabt ist. Die langsamer sich kontrahierenden Muskelarten (S. 131 f.) sollen einen größeren Anteil an Sarkoplasma besitzen, die glatten fast ausschließlich solches.

Die Erschlaffung des kontrahierten Muskels wurde bisher als einfache Folge des Verschwindens der der Kontraktion zugrundeliegenden Vorgänge angesehen, obwohl schon auf die Schwierigkeit hingewiesen war, welche in der zeitlichen Beschränkung eines einmal ausgelösten selbsttätigen chemischen Prozesses liegt, solange die Ingredientien nicht erschöpft sind (HERMANN). Neuerdings erblicken einige in der Erschlaffung oder Expansion die Wirkung eines dem kontraktilen entgegengesetzten chemischen Prozesses, wofür gewisse hier nicht berücksichtigte thermische und mechanische Erscheinungen angeführt werden (FICK, v. KRIES u. A.).

Für die Fortleitung der Erregung in der Faser, welche der Nervenleitung völlig analog ist, spielt vermutlich der Aktionsstrom eine wesentliche Rolle (s. beim Nerven). Wichtig ist, daß die Negativität der erregten Stelle früher eintritt als ihre Verkürzung (vgl. S. 163). Auch für die Wirkung des Nervenendorgans sind, ausgehend von einer oberflächlichen Aehnlichkeit desselben mit der elektrischen Platte der Zitterfische (Kap. V), Theorien ausgebildet worden, welche darauf hinauslaufen, daß dasselbe der Faser einen elektrischen Schlag erteile („Entladungshypothesen" von KRAUSE, KÜHNE, DU BOIS-REYMOND).

II. Der Herzmuskel.

Die Herzmuskulatur nimmt, obwohl sie quergestreift ist, morphologisch und physiologisch eine besondere Stellung ein, welche in mancher Hinsicht den Uebergang zu den glatten Muskeln bildet. Indessen läßt sich die Physiologie der Herzmuskulatur nicht gut getrennt von der speziellen Physiologie des Herzens behandeln und wird daher in das VIII. Kapitel verwiesen.

III. Die glatten Muskeln.

Eine große Schwierigkeit für das Studium der glatten Muskeln (S. 125) bietet der (auch beim Herzen erschwerende) Umstand, daß dieselben vielfach mit Nervenzellen und Nervenfasern untrennbar verbunden sind, so daß man nicht entscheiden kann, wie weit gewisse anscheinend automatische und reaktive Erscheinungen rein muskulärer Natur sind. Von Kaltblütern benutzt man vielfach den Froschmagen, aus welchem man in der Richtung der Faserung Streifen schneiden kann, welche wie Skelettmuskeln

mit Myographionhebeln u. dgl. verbunden werden. Bei Warmblütern verfährt man, soweit nicht strangförmige Gebilde (Retractor penis) zur Verfügung stehen, ähnlich, oder registriert die Bewegungen von Hohlorganen mit glattmuskeliger Wand (Darm, Blase) auf plethysmographischem Wege (S. 2).

Bei der Untersuchung im polarisierten Lichte zeigen sich die glatten Muskelfasern in ganzer Ausdehnung doppeltbrechend, mit längsliegender optischer Axe (Brücke). Das sarkoplasmatische Element (S. 174) soll in dieser Muskelgattung überwiegen.

Ein Ruhezustand der glatten Muskeln existiert streng genommen nicht. Man findet dieselben meist in gewissen Graden von Kontraktion, welche man als Tonus bezeichnet. Ja viele glattmuskelige Organe zeigen periodische Schwankungen dieses Tonus, ohne nachweisbare Ursache. Der Rythmus dieser Vorgänge ist äußerst mannigfaltig und bei einem gegebenen Objekt sehr von der Temperatur abhängig, ebenso der Tonus selbst. Wärme vermindert in der Regel den Tonus und beschleunigt etwa vorhandenen Rythmus. Kälte wirkt umgekehrt, und kann die Periodik aufheben, ebenso wie gewisse höhere Wärmegrade.

Von den zutretenden Nerven scheint die Existenz dieser Zustände unabhängig zu sein, so daß sie wie die analogen Vorgänge an einzelnen Zellen (S. 114) als automatisch angesehen werden. Reizung der Nerven ist dagegen meist von Einfluß: dieselbe kann den Tonus verstärken (d. h. Kontraktion bewirken, s. unten) oder auch aufheben (Pawlow, Biedermann), den Rythmus beschleunigen, verlangsamen oder ganz beseitigen. Näheres s. in der speziellen Physiologie der Eingeweide.

Kurare hebt die Wirkung der Nerven nicht auf, wohl aber Atropin, welches man sogar als „das Kurare für glatte Muskeln" bezeichnet hat. Dasselbe beseitigt auch den Tonus und die Rythmik, läßt aber die direkte Erregbarkeit bestehen (P. Schultz). Nikotin, Muskarin, Physostigmin bewirken zuweilen Kontraktionen, deren Natur noch nicht aufgeklärt ist, ebenso an gewissen Gebilden das Extrakt der Nebennieren (Kap. X).

Die Kontraktion auf direkte oder indirekte Reize unterscheidet sich von derjenigen der quergestreiften Muskeln prinzipiell nur durch ihren ungemein (bis zum 600 fachen, P. Schultz) gestreckten Verlauf, so daß die Latenzzeit 0,4—1,5 sek., die ganze Kontraktion einschließlich der Erschlaffung oft mehrere Minuten dauert (Sertoli u. A.). Die vorkommenden Verschiedenheiten sind hier weit größer, als bei den gewöhnlichen Muskeln; bei Wirbellosen sind die Eingeweidemuskeln besonders träge in Vergleichung zu den der Lokomotion dienenden glatten Muskeln (de Varigny). Der Einfluß der Temperatur auf die Dauer erfolgt im gewöhnlichen Sinne. Zum Tetanisieren ist hier begreiflicherweise eine sehr langsame Reizfolge ausreichend. Die Kraft der Kon-

traktion kann sehr groß sein, wie sich besonders am Uterus bei der Geburt zeigt. Der Froschdarm kann Drücke von 1—1,5 m Wasser überwinden (Santesson); über den Schließmuskel von Muscheln s. S. 138.

Lokale Reizung bewirkt eine sich über die ganze Kontinuität der Muskulatur fortpflanzende Kontraktion; die Leitung geht also von Faser zu Faser über; ihre Geschwindigkeit hat eine niedrige Größenordnung, z. B. 20—30 mm p. sek (Engelmann, Biedermann).

Die Wirkung direkter Reize gehorcht ähnlichen Gesetzen wie am quergestreiften Muskel, nur ist die große Trägheit des Gebildes zu berücksichtigen (S. 142). Daher sind einzelne Induktionsschläge oft wirkungslos, werden aber durch Wiederholung, auch bei großen Intervallen (6 min., P. Schultz), allmählich wirksam (vgl. S. 146). Konstante Ströme wirken bei Schließung und Oeffnung nach dem polaren Erregungsgesetz (Engelmann). Während längerer Schließung kann rythmische Kontraktion (s. oben) auftreten. — Von nicht elektrischen Reizen sind anzuführen: mechanische Reizungen, plötzlicher Temperaturwechsel (Sertoli), vor Allem aber der dyspnoische Zustand (Kap. IX), von welchem man die durch Erstickung oder Verschluß der Arterien des Organs auftretenden Kontraktionen herleitet. Ueber chemische Reize ist kaum Sicheres bekannt.

Bei der Applikation von Strömen auf glattmuskelige Organe sind die Erscheinungen namentlich dadurch kompliziert, daß meist eine Längs- und eine Ringmuskellage vorhanden ist. Doch ergibt sich aus der Gesamtheit der Beobachtungen (Schillbach, Fürst, Biedermann u. A.), daß die Abweichungen vom polaren Erregungsgesetz nur scheinbare sind.

Ueber thermische Erscheinungen ist nichts bekannt. Ueber die galvanischen s. S. 157.

Die chemischen Bestandteile der glatten Muskelfasern sind anscheinend dieselben, wie die der quergestreiften, mit Einschluß des Myosins. Totenstarre stellt sich auch hier, wenn auch relativ spät ein. Die Reaktion wurde im Muskelmagen der Vögel stets neutral oder alkalisch gefunden (du Bois-Reymond); da aber am Uterus (Siegmund), ferner an dem stets kontrahierten Schließmuskel der Muscheln (Bernstein) saure Reaktion beobachtet ist, so findet wahrscheinlich auch hier bei Tätigkeit und Starre Säurebildung statt, welche indes im letzteren Falle bei der Langsamkeit des Vorganges durch das Alkali der Fäulnis verdeckt werden kann.

Drittes Kapitel.
Die Bewegungen des Skeletts und die Lokomotion.

Geschichtliches. Das erste umfassende Werk über die Wirkung der Muskeln auf das Skelett sowie über das Stehen und die Lokomotion ist das schon S. 125 erwähnte von Borelli (1680). Gegenüber seiner Darstellung enthielten die Schriften von Barthez (1798) und Gerdy (1829) nichts Neues von Bedeutung. Poisson (1833) berechnete die beim Gehen geleistete Arbeit. Einen wesentlichen Fortschritt begründeten erst die Gebrüder Wilhelm und Eduard Weber durch ihre 1836 erschienene Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Seit der Mitte des 19. Jahrhunderts wurde das Gebiet hauptsächlich durch anatomische Arbeiten über die Gestalt der Gelenkflächen und die Bedeutung der Bänder gefördert (H. Meyer, Langer u. A.). Durch die Einführung der graphischen Registrierung (Marey) und der Phasen-Photographie (Muybridge, Marey, Anschütz) ist das Studium der Lokomotion in ein neues Stadium getreten; neuerdings wird auch die Röntgen-Photographie zum Studium der Skelettbewegung benutzt.

I. Die Mechanik des Skeletts.

Durch Naht verbundene Knochen hat die Mechanik als ein unveränderliches Ganzes zu betrachten. Unter den beweglichen Knochenverbindungen sind zwei Formen zu unterscheiden:

1. Die Synchondrosen (Symphysen).

Die Synchondrosen werden dadurch gebildet, daß zwei einander gegenüber stehende, meist kongruente, Knochenflächen durch ein elastisches Bindemittel, meist hyalinen oder Faserknorpel, zusammengekittet sind. Sie stellen elastische Verbindungen dar, welche eine bestimmte natürliche Form des Knochenkomplexes herzustellen streben. Ihre Beweglichkeit hängt von der absoluten Festigkeit des Bindemittels und (bei den weichen Wirbelsynchondrosen) des umhüllenden Ligaments ab; sie ist ferner proportional der Länge der Verbindung, d. h. dem Abstande der beiden Knochenflächen, und umgekehrt proportional dem Querschnitt, d. h. der Größe der Knochenflächen. Meist ist die Beweglichkeit sehr gering, und Muskeln haben dann wenig Einfluß. Die physiologisch wichtigsten Synchondrosen sind die Rippenknorpel (Kap. IX) und die Wirbelsymphysen (s. unten).

2. Die Gelenke.

Die Gelenke sind leicht bewegliche, nicht elastische Knochenverbindungen, also ohne selbständige Gleichgewichtsstellung. Dagegen ist die Bahn der Bewegungen mannigfach beschränkt, da die ver-

bundenen Knochen sich zwei glatte, überknorpelte Flächen (Gelenkflächen) zukehren, welche durch gewisse unten zu besprechende Mittel beständig in möglichst ausgedehnter Berührung gehalten werden.

a. Die Formen der Gelenkflächen und die Drehaxen.

Die übersehbarsten Gelenkformen sind die, bei welchen die Gelenkflächen an ihren einander berührenden Abschnitten beständig mit allen Punkten in Berührung bleiben, d. h. auf einander schleifen. Hierzu müssen sie die Gestalt von Rotationsflächen haben. Die Axe der Rotationsfläche ist dann zugleich Drehaxe, und das Gelenk ein einaxiges oder Scharniergelenk (Ginglymus). Bei kugligen Gelenkflächen kann jedoch jeder Durchmesser Drehaxe sein, das Kugel- oder Nußgelenk (Arthrodie) ist also vielaxig.

Rotationsflächen entstehen durch Rotation einer beliebig ebenen Kurve (die erzeugende genannt) um eine in ihrer Ebene liegende Grade. Die hauptsächlichsten sind: der Zylinder und der Kegel (die erzeugende Kurve ist eine grade), die Kugel (die erzeugende ist ein Halbkreis, die Axe sein Durchmesser), das Rotations-Paraboloid, -Ellipsoid und -Hyperboloid; durch Rotation von Bogenstücken entstehen ferner sphäroidische Flächen, wenn die Axe auf der konkaven, und sogen. Sattelflächen, wenn sie auf der konvexen Seite liegt. Durch Rotation beliebiger ebener Kurven entstehen zahlreiche drehrunde und gekehlte Formen.

Ein vollkommenes Schleifen gestatten auch die Schraubenflächen: Rotationsflächen, bei deren Entstehung die erzeugende Kurve eine dem Rotationswinkel proportionale Verschiebung parallel der Drehaxe erleidet. Bei den Schraubengelenken findet infolgedessen mit der Drehung eine gegenseitige Verschiebung beider Knochen in der Axenrichtung statt, wie bei Drehung einer Schraube in ihrer Mutter.

Die Bedingungen vollkommenen Schleifens sind nur bei einem Teile der Gelenke verwirklicht, und auch hier nirgends mit mathematischer Genauigkeit; auch sind die Knorpelüberzüge etwas deformierbar. Hierdurch gestatten die Sphäroid- und die Sattelgelenke (s. oben) außer der Rotation um die eigentliche Axe noch eine Rotation um eine zweite Axe, welche zur ersteren senkrecht steht und durch den Krümmungsmittelpunkt des erzeugenden Kreisbogens geht; sie sind daher annähernd (d. h. nur mit Deformation oder unvollkommenem Schleifen) zweiaxig, und die zweite Axe ändert ihre Lage mit der Rotation um die erste.

Bei Gelenken, deren Flächen überhaupt nicht gegenseitige Abgüsse darstellen, wird die Beweglichkeit nicht durch deren Form, sondern durch die Befestigungsmittel bestimmt. Eine allgemeine Betrachtung ist hier unmöglich.

Die Untersuchung der Gelenkbewegung geschieht am besten am Lebenden, weil der Tod und vollends die Skelettierung die Gelenkknorpel und selbst die Knochenformen verändert. Am vollkommensten ist es, den einen Teil festzustellen und die Bahn einzelner Punkte des anderen, welche im Dunkeln durch Funken u. dgl. leuchtend gemacht werden, photographisch zu projizieren; ist die Bahn keine ebene Kurve, so projiziert man die Bahn gleichzeitig auf zwei oder drei zu einander senkrechte Ebenen (Luce, Braune & Fischer, Marey).

b. Die Haftmechanismen.

Die innige Berührung der beiden Gelenkflächen wird durch folgende Mittel erhalten: 1. Der Raum zwischen beiden Gelenkflächen ist nach außen abgeschlossen durch ein kurzes Rohr, das um den Umfang jedes Gelenkkopfes angewachsen ist (Gelenkkapsel): die so gebildete Höhle hat meist nur ein kapillares Lumen, und ist von der zähen, schlüpfrigen Gelenkschmiere (Synovia) erfüllt. Bei großen unregelmäßigen Gelenken (z. B. Knie) tragen auch Fettmassen, Bänder und Gelenkknorpel zur Füllung bei. Außer der Kapsel wirken gewöhnlich Bänder, sog. Haftbänder, außerdem die Spannung umgebender Muskeln zur Befestigung mit, endlich auch der Luftdruck.

Die wirksame Komponente des Luftdrucks ist gleich dem Produkt aus dem Flächeninhalt der Sehnenfläche des schleifenden Flächenabschnitts und dem Barometerdruck für die Flächeneinheit. Diese Befestigung ist namentlich für Gelenke mit großen Flächen von Wichtigkeit, und ferner für die Kugelgelenke, bei welchen jede andere Befestigungsweise die allseitige Beweglichkeit beschränken würde. Beim Hüftgelenk ist die kleinere Gelenkfläche (die Pfanne) so groß, daß der Luftdruck dem Gewicht des ganzen Beins das Gleichgewicht hält, so daß letzteres auch nach Durchschneidung aller umgebenden Weichteile und selbst der Gelenkkapsel nicht herabfällt (Gebr. Weber); der Schluß des Gelenks wird gesichert durch das elastische Labrum cartilagineum, das sich bei allen Bewegungen innig an den Schenkelkopf anschmiegt. — Die Lage der Haftbänder bestimmt für Gelenke, bei denen die Flächenform nicht maßgebend ist (s. oben), gewöhnlich die Lage der Drehaxe, welche offenbar durch sie hindurchgehen muß.

c. Die Hemmungsmechanismen.

Vorrichtungen, welche die Ausgiebigkeit der Gelenkbewegungen bestimmen, sind: 1. besondere Gestaltung des Knochens: so begrenzt z. B. beim Ellbogengelenk das Anstemmen des Olekranon gegen den Sinus maximus humeri die Extension; 2. Hemmungsbänder, welche erst bei extremen Stellungen sich anspannen (S. 185); auch bei den Gelenken mit Knochenhemmung tritt häufig schon vor letzterer eine elastische Bandhemmung ein. Ganz ähnlich können die umgebenden Weichteile wirken (Muskeln, Sehnen, Haut). Einen Fall, wo die Haftbänder zugleich die Rolle von Hemmungsbändern spielen, liefert das Kniegelenk.

Ein Sagittalschnitt durch das Gelenkende des Femur zeigt als Begrenzung eine Spirale, deren Vektoren von hinten nach vorn an Länge zunehmen. An den Endpunkten einer quer durch deren Mittelpunkt gelegten Axe (Tuberositas condyli interni und externi femoris) sind die oberen Enden der beiden Ligamenta lateralia befestigt (das innere geht zum Condylus internus tibiae, das äußere zum Capitulum fibulae). Durch diese beiden Bänder wird das Kniegelenk zu einem unvollkommenen Scharniergelenk. Dadurch aber, daß bei flektiertem Knie die kleinsten Vektoren der Spirale, bei vorschreitender Extension immer größere in die Richtung der Bänder einrücken, wird ihre Spannung von der Flexions- zur Extensionsstellung stetig vergrößert, und eine Streckung über 180° hinaus unmöglich. Hierdurch wird zugleich bewirkt, daß die Drehung des Unterschenkels um seine Längsaxe nur in der Flexion unabhängig vom Oberschenkel möglich ist, nicht aber bei gestrecktem Bein, wo Unter- und Oberschenkel durch jene Einkeilung ein einziges Stück bilden.

II. Die Wirkung der Muskeln.

Die Muskeln sind der ausschließliche Motor für alle Formänderungen des Körpers. Die Gleichgewichtslage der Körperteile bei erschlaffter Muskulatur wird durch Schwere und elastische Spannung bestimmt.

Die Muskelfasern sind an den hohlen Eingeweiden vielfach in geschlossenen Kurven angeordnet, so daß durch ihre Kontraktion der Umfang und das Lumen verkleinert wird, wobei zugleich eine Tendenz zur Annahme der Kreisform vorhanden ist, weil diese den größten Inhalt bei gegebenem Umfang gestattet. Bei den Skelettmuskeln sind die Fasern zwischen zwei Punkten gespannt, welche durch die Muskelkontraktion einander genähert werden; ihre Verschiebungen verhalten sich umgekehrt wie die vorhandenen Widerstände; ist der eine Punkt fest, so wirkt die ganze Kraft auf den andern. Die Richtung der Verschiebung braucht nicht mit der graden Verbindungslinie beider Punkte zusammenzufallen, sie hängt ab: bei frei beweglichen Punkten nur von der Richtung des sich inserierenden Muskel- oder Sehnenstranges, die durch rollenartige Vorrichtungen sehr häufig von jener Verbindungslinie abweicht; bei Punkten von beschränkter Beweglichkeit von der Richtung, welche gestattet ist. Immer wird eine Stellung erreicht, bei welcher die Insertionspunkte des Muskels einander nähergerückt sind, wozu oft beide Punkte ganz andere Wege zurücklegen müssen als ihre grade Verbindungslinie. Ein instruktives Beispiel hierfür liefert die Wirkung der Interkostalmuskeln (Kap. IX).

Im allgemeinen verschiebt ein Muskel, auch bei Ausschluß der Schwere, beide Knochen, an welche er sich ansetzt; so macht ein Ellbogenbeuger nicht allein Flexion im Ellbogengelenk, sondern auch Rückwärtsbewegung im Schultergelenk, ein das Knie beugender oder streckender Muskel zugleich entgegengesetzte Bewegung im Hüftgelenk (O. Fischer).

Bemerkenswert ist, daß fast durchweg die Muskeln nahe den Gelenken, also an kurzen Hebelarmen angreifen, wodurch auf Kosten der Kraft an Geschwindigkeit gewonnen wird.

Für die spezielle Wirkung eines Muskels ist vor allem seine Zugrichtung, sowie die Bahn, in welcher sich der Insertionspunkt bewegen kann, maßgebend. Aus beiden ergibt sich das Drehmoment des Muskels, welches jedoch im Laufe der Bewegung selbst sich beständig ändert. Für den wirklichen Effekt ist aber außerdem die Masse und das Trägheitsmoment der bewegten Teile, welche man für die Grundbetrachtung am besten frei beweglich, also dem Einfluß der Schwere entzogen annimmt, von wesentlicher Bedeutung; durch diesen Einfluß kann z. B. ein auf der Beugeseite eines Gelenkes liegender Muskel Streckung bewirken (O. Fischer).

Die vollständige Feststellung der Wirkung eines Muskels ist eine wesentlich mathematische Aufgabe, deren Durchführung (O. Fischer) hier nicht dargestellt werden kann. Das Folgende beschränkt sich auf die Betrachtung des Drehmomentes für einige besonders einfache Fälle.

Bei den einaxigen Gelenken muß der Knochenpunkt in einer zur Drehaxe senkrechten Kreisbahn bleiben. Hier ist also die Zugwirkung zu zerlegen in eine bewegende (tangentiale) und eine unwirksame, gegen die Axe gerichtete Komponente (welche durch Druck und Reibung in Wärme verwandelt wird). Liegt die Zugrichtung nicht in der Ebene des Kreises, so kommt noch eine dritte Komponente längs der Axe hinzu, welche nur dann wirksam ist, wenn das Gelenk eine solche Verschiebung gestattet. Das Drehmoment, d. h. das Produkt aus der Kraft mit dem kleinsten Abstande zwischen Kraftrichtung und Drehaxe, ist stets leicht zu übersehen.

In Fig. 81, welche zwei durch ein Scharnier c verbundene Knochen ca und cb darstellt, ist dg (d_1g_1) die bewegende, und dh (d_1h_1) die unwirksame Kraftkomponente der Muskelfaser de, wenn df die Zugkraft darstellt. Man sieht, daß dg mit zunehmender Beugung zunimmt, dh dagegen abnimmt. Bezeichnet man die Kraft df mit K, so ist die wirksame Komponente

$$dg = K . \sin cde$$

und deren Moment am Hebelarm cd ist

$$K . cd . \sin cde.$$

Da aber

$$cd . \sin cde = ck,$$

so ist das wirksame Moment $= K . ck$, d. h. die Kraft multipliziert mit dem Abstand ihrer Richtung vom Drehpunkt.

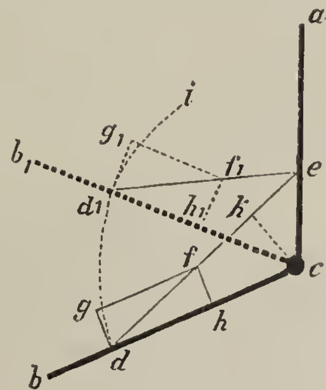


Fig. 81.

Durch die Zunahme des Drehmomentes im Laufe der Kontraktion wird die Abnahme der Muskelkraft (S. 138) vermutlich einigermaßen kompensiert (Braune & Fischer).

Wo mehrere Zugkräfte gleichzeitig auf denselben Punkt einwirken, sind dieselben nach dem Parallelogramm der Kräfte zusammenzusetzen, um die Resultierende zu finden. Sind mehr als zwei Kräfte vorhanden, so ist immer die gefundene Resultierende mit der nächsten Kraft zu kombinieren. Wirkt der letzten Resultierenden eine gleiche und entgegengesetzt gerichtete Kraft entgegen, so bleibt der Punkt im Gleichgewicht. Ist der Punkt gezwungen, auf gegebener Bahn zu bleiben, so ist er schon dann im Gleichgewicht, wenn die Resultierende zur Bahn senkrecht steht. — Die Zusammensetzung muß sowohl für die einzelnen Fasern desselben Muskels geschehen, um dessen resultierende Zugrichtung zu finden, als für verschiedene auf denselben Punkt wirkende Muskeln.

Wirken mehrere Muskeln nicht auf den gleichen Punkt, aber auf ein starres Punktsystem, so ist die Behandlung besonders einfach, wenn dasselbe eine feste Drehaxe, oder einen festen Drehpunkt hat (im letzteren Falle hat jeder Muskelzug eine besondere Drehaxe); man kann nämlich jetzt die Drehmomente als Längen auf die Drehaxen vom Drehpunkt aus auftragen (in positiver oder negativer Richtung je nach dem Sinne des Drehmoments) und durch Zusammensetzung dieser Längen nach dem Parallelogramm der Kräfte die resultierende Drehaxe und das resultierende Drehmoment finden.

Eine Anwendung dieses „Parallelogramms der Drehmomente“ s. bei der Lehre von den Augenbewegungen. Für die Rechnung ist es bequemer statt der Drehaxe und des Drehmomentes jedes Muskels die Komponenten nach drei zu einander senkrechten Drehaxen, etwa einer vertikalen, frontalen und sagittalen, anzugeben.

Für eine verlangte sehr kleine Bewegung lassen sich ferner durch Rechnung diejenigen Muskelkontraktionen angeben, welche sie bewirken; und zwar muß, damit die Aufgabe eine bestimmte werde, das Minimum von Muskelanstrengung vorausgesetzt sein (es könnten z. B. zwei antagonistische Muskeln sich kontrahieren ohne auf das Resultat einzuwirken), eine Bedingung, welche auch in der Natur wahrscheinlich stets erfüllt ist.

Gleichzeitige Kontraktion der Antagonisten kommt jedoch vielfach vor. So kontrahieren sich, wenn mit hängendem Arm ein schweres Gewicht getragen wird, Beuger und Strecker des Ellbogengelenks, anscheinend um die Gelenkbänder zu entlasten (Demeny). Ferner beobachtet man vielfach bei Bewegungen ein mäßigendes Eingreifen der Antagonisten. Jedoch kommt auch das Entgegengesetzte vor: die Innervation von Antagonisten ist nämlich oft eine gekreuzte, insofern als Reizung gewisser Zentra Beuger zur Kontraktion und Strecker zur Erschlaffung bringt, und umgekehrt (Sherrington & H. E. Hering; neuerdings bestritten; vgl. auch S. 147).

III. Das Stehen.

Von den Skelettbewegungen sind außer der in Kap. IX zu besprechenden Atembewegung besonders die Bewegungen der Extremitäten von Interesse, jedoch erst zum kleinsten Teile wissenschaftlich untersucht. Die Bewegungen der oberen Extremität sind so ungemein mannigfaltig, daß es schwer sein dürfte, eine Uebersicht zu gewinnen. Mehr typisch sind die Bewegungen der unteren Extremität, von denen hier das Gehen, nach Vorausschickung der Lehre vom Stehen, kurz erörtert werden soll.

Beim freien Aufrechtstehen der Körpersäule ist das Gleichgewicht ziemlich labil, wie man leicht einsieht, wenn man sich dieselbe aus Holz geschnitzt und auf die Füße gestellt denkt. Der gegliederte Körper muß in allen stützenden Gelenken befestigt sein und die Schwerlinie (das durch den Schwerpunkt gehende Lot) innerhalb der Unterstützungsfläche fallen, welche durch die beiden Fußsohlen gebildet wird. Durch das Auswärtsstehen der Fußspitzen ist diese Fläche bei sich berührenden Fersen ein nach vorn breiteres Trapez; sie wird vergrößert, der Stand also stabiler, wenn die Füße etwas gespreizt sind und namentlich, wenn zugleich der eine etwas vor dem andern steht. Bei der Steifung der Gelenke ist viel Muskelarbeit durch Mechanismen (s. unten) erspart, so daß das Stehen wenig ermüdet. Jedoch sind stets zum Balanzieren mannigfache Muskelbewegungen erforderlich.

Die im Folgenden erwähnten Schwerpunktslagen werden dadurch ermittelt, daß man eine Leiche, resp. den fraglichen Teil derselben, auf ein um eine Axe oder auf einer Schneide drehbares, äquilibriertes Brett legt und so lange verschiebt, bis Gleichgewicht eintritt; dies ist in verschiedenen Lagen der Leiche zur Drehaxe zu wiederholen; oder man läßt die Leiche gefrieren, treibt eine eiserne Axe hindurch und hängt sie mittels derselben in Lagern auf; bei jedem Versuch liegt der Schwerpunkt in der durch die Axe gehenden Vertikalebene, welche auf der Körperoberfläche zu verzeichnen ist (Borelli, Gebr. Weber, Braune & Fischer). Die Lage des Schwerpunkts nach vorn oder hinten bestimmt man genauer durch Versuche am Lebenden, den man steif stehend mit hölzerner Sohle auf einer frontalen Schneide balanzieren läßt und in diesem Momente photographiert; der Schwerpunkt liegt dann in der Vertikalebene der Schneide (Richer).

Thorax, obere Extremität und Kiefer kommen nicht in Betracht, weil sie nur an der Wirbelsäule aufgehängt sind; im übrigen geschieht die Feststellung und Aequilibrierung in folgender Weise.

1. *Kopf und obere Halswirbel.* Die beiden Gelenkflächen zwischen Kopf und Atlas bilden Teile einer einzigen, nach oben konkaven Sphäroidfläche (S. 178), deren Krümmung frontal geringer ist als sagittal: das Gelenk ist also zweiaxig, d. h. die sagittale Drehaxe liegt im Kopfe höher als die frontale, und um letztere geschehen die ausgiebigsten Bewegungen. Bei vornüber gebeugtem Kopf gestattet das Gelenk auch

eine Rotation des Kopfes auf dem Atlas. Hauptsächlich geschieht aber die Rotation im Gelenk zwischen Atlas und Epistropheus: der Proc. odontoideus des letzteren bildet eine vertikale Drehaxe für Atlas mit Kopf. Die Gelenkflächen der Proc. obliqui sind am Atlas und Epistropheus im Sagittalschnitt gegen die Gelenkhöhle konvex. Da bei der Zahndrehung diese beiden Flächen auf einander ruhen, so muß Atlas und Kopf in der symmetrischen Mittelstellung am höchsten stehen und bei den Seitwärtsdrehungen etwas heruntergleiten: die Bewegung ist also schraubenartig; vermutlich wird durch diese Einrichtung die Zerrung des Rückenmarks bei der Seitenwendung des Kopfes verhütet.

Während in den folgenden Knochenverbindungen alles auf Ersparung von Muskelarbeit und mechanische Fixation berechnet ist, erfordert die allseitige Beweglichkeit des Kopfes, daß die Stellung desselben ausschließlich von dem Kontraktionszustande der zahlreichen Muskeln des Halses und Nackens abhängt. Fehlt dieser (im Schlaf etc.), so sinkt bei aufrechter Rumpfstellung der Kopf nach vorn über und stützt sich mit dem Kinn auf die Brust, da der Schwerpunkt des Kopfes weiter nach vorn liegt, als sein Unterstützungspunkt. Die zahlreichen lufthaltigen Höhlen des Vorderkopfes (Keilbein-, Stirn-, Siebbein- und Kieferhöhlen, Nasen- und Rachenraum) vermindern das Uebergewicht des Kopfes nach vorn.

2. *Wirbelsäule.* Da die Wirbelverbindungen der Hauptsache nach Synchondrosen sind, so bildet die Wirbelsäule einen starren, aber etwas biegsamen und sehr elastischen Stab; derselbe ist mehrfach gekrümmt, nach vorn konvex in der Hals- und Lendengegend, nach vorn konkav im Brust- und Kreuzbeinteil. Die Beweglichkeit der Wirbelsäule, welche im Kreuzteil ganz fehlt, nimmt nach oben zu, weniger durch die Abnahme des Querschnitts der Intervertebralknorpel (denn dieser Einfluß wird zum Teil kompensiert durch die parallel gehende Abnahme der Höhe derselben, vgl. S. 177), als durch die Beschaffenheit der wahren Gelenke zwischen den Processus obliqui. In der Lendenwirbelsäule stehen diese Gelenkflächen fast vertikal, sagittal und nahezu einander parallel (schwach nach vorn konvergent), so daß jeder obere Wirbel wie eingezapft in den unteren eingreift; Rotation um die Längsaxe ist dadurch vollkommen verhindert, auch Beugung und Streckung, sowie Biegung nach den Seiten nur in geringem Grade möglich. An den Rückenwirbeln stehen die Gelenkflächen mehr frontal, nach hinten konvergent, und gestatten dadurch eine Längsdrehung, da ihre gemeinsame Axe etwa in die Wirbelkörper fällt; auch die Seitenbeugung ist nicht absolut verhindert, Vor- und Rückwärtsbeugung aber ohne Klaffen fast unmöglich. In der Halswirbelsäule nähern sich die Flächen der horizontalen Richtung und gestatten alle drei Bewegungsrichtungen. Durch die Vereinigung von

Symphysen und Gelenken vereinigt die Wirbelsäule die Eigenschaften beider: beschränkte Bewegungsrichtung und elastische Rückkehr zur Gleichgewichtslage.

Die an der Leiche gemessenen Drehwinkel zwischen zwei benachbarten Wirbeln betragen etwa 1—3° für die Lende, 3—13° für die Brust, 13—34° für den Hals, über 100° für die Kopfdrehung, im Ganzen zwischen Becken und Kopf etwa 360°. (Fischer & Hughes).

3. *Hüftgelenk* (vgl. S. 179). Der Schwerpunkt des Rumpfes mit Kopf liegt nahe vor dem Körper des 10. Brustwirbels, die Schwerlinie fällt also etwas hinter die Verbindungslinie der Hüftgelenke. Das Hintenüberfallen des Rumpfes wird durch das starke Lig. iliofemorale (oder superius) verhindert, welches von der Spina iliaca ant. inf. des Beckens schief ein- und abwärts zur Linea intertrochanterica ant. des Femur geht, also zugleich eine das Femur auswärts drehende Komponente hat. Aehnlich wirkt die Spannung des vorderen Teils der Fascia lata (Lig. iliotibiale) und der Patellarsehnenmuskeln (Extensor quadriceps), welche jedoch nicht kontrahiert sind.

Seitliches Umknicken, welches kaum in Betracht kommt, würde eine Adduktion des Oberschenkels über die Mittellinie hinaus erfordern, welche jedoch bei gestrecktem Oberschenkel durch das Lig. teres verhindert wird (das Lig. teres hemmt bei gestrecktem Oberschenkel die Adduktion, bei gebeugtem die Rotation nach außen), namentlich wenn es durch das Auswärtsrollen des Beines, wie es beim Stehen der Fall ist, gespannt wird; dies Auswärtsrollen besorgt der Glutaeus maximus; der Adduktion wirkt ferner das gespannte äußere Blatt der Fascia lata entgegen. Eine Feststellung gegen Rotation des Rumpfes auf dem Schenkelkopf ist beim Stehen auf zwei Beinen unwesentlich.

4. *Knie- und Sprunggelenk.* Der Schwerpunkt des Gesamtkörpers liegt im Promontorium ossis sacri (nach Braune & Fischer bis zu 4,5 cm tiefer); die Schwerlinie fällt sehr wenig hinter die Kniegelenkaxe, aber vor die Fußgelenkaxe; die Schwere sucht also beide Gelenke zu flektieren (für das Fußgelenk im vulgären Sinne gemeint).

Eine vollständige physiologische Betrachtung des Kniegelenks, des größten und kompliziertesten Gelenkes, würde hier zu weit führen. Die Ligamenta lateralia machen das Knie zu einem Scharniergelenk; durch die Abspannung derselben in der Flexion (S. 180) wird jedoch außerdem eine Rotation des Unterschenkels um seine Längsaxe möglich, wobei die im Innern des Gelenkes liegenden Ligamenta cruciata als Haftbänder fungieren. Durch die Ungleichheit der Sagittalschnitte des Condylus externus und internus femoris, deren letzterer nach vorn verlängert ist, ist die durch beide Schnitte gelegte ideale Gelenkfläche des Femur kegelförmig. Bei der Streckung muß daher, etwa wie bei einem zweirädrigen Karren mit ungleichen gekuppelten Rädern, zugleich eine Rotation stattfinden, und zwar rotiert bei festgehaltenem Femur die Tibia bei der Extension nach außen, bei festgehaltener Tibia das Femur nach innen.

Das Fußgelenk ist ein ziemlich zwangläufiges Scharniergelenk. Die Ein- und Auswärtsdrehung der Fußspitze kann nur durch Rotation des Unterschenkels geschehen, und zwar bei flektiertem Knie im Kniegelenk (vgl. S. 180), bei gestrecktem im Hüftgelenk. Durch die Schlußrotation bei der Kniestreckung (s. oben) stehen die Fußspitzen auswärts und die Fußgelenkaxen konvergieren stark nach vorn.

Als steifende Mechanismen für beide Gelenke werden folgende angegeben (H. Meyer u. A.): 1) die an die Tibia sich ansetzenden gespannten Oberschenkelgebilde (Lig. iliotibiale, Quadriceps) verhindern neben der Hüftüberstreckung (s. oben) auch die Kniebeugung. 2) Zur Beugung des gestreckten Knies müßte bei feststehendem Unterschenkel das Femur etwas einwärts rotieren, was durch die auswärts rotierende Komponente des Lig. iliofemorale (s. oben) verhindert wird; Hüfte und Knie befestigen sich also gegenseitig. 3) Wegen der Konvergenz der Axen beider Fußgelenke ist eine Flexion des Fußes (in vulgärem Sinne) nur mit Auseinanderweichen der Knie möglich; da dieses aber eine Knieflexion erfordert, sind die vorher genannten Befestigungen auch solche des Fußes. Andere angeführte Mechanismen (Stellung der Malleolengabel, Form der Talusrolle) sind von zweifelhafter Bedeutung. Eine wesentliche Beihilfe zur Verhinderung der Fußbeugung liefert Spannung und Kontraktion der Wadenmuskeln.

5. ***Füße.*** Die Tarsal- und die Metatarsalknochen bilden ein Gewölbe, auf dessen Gipfel, der Talusrolle, die Last des Körpers ruht, und das sich nur mit dem Tuber calcanei (Ferse) und mit den Capitula metatarsi auf den Boden stützt. Die Wölbung, welche die Schwere des Körpers abzuplatten sucht, wird hauptsächlich durch die Plantarbänder des Fußskeletts erhalten; nur bei krankhafter Erschlaffung derselben gibt die Wölbung nach (Plattfuß). — Die Zehen dienen beim Stehen nicht zur Unterstützung des Körpers, sind jedoch auch hier für die Balanzierbewegungen, namentlich aber beim Gehen von Wichtigkeit.

Als stützende Metatarsusköpfchen werden vielfach das 1. und 5. angegeben. Am tiefsten sollen vielmehr das 2. und 3. stehen (Muskat); indes ist auch dies inkonstant und bei der Resistenz des Fußpolsters nicht wesentlich (H. Virchow).

Das Stehen auf den Zehen ist ein Balanzieren auf den Capitula metatarsi mit gestrecktem Fuße, wobei der Rumpf soweit vorgebeugt wird, daß seine Schwerlinie in die schmale Unterstützungsfläche fällt.

Zur Erhebung auf die Metatarsusköpfchen (vgl. S. 137) muß der Rumpf, falls er nicht eine Rückenstütze hat, zuerst soweit vorgeneigt werden, daß der Schwerpunkt vertikal über den ersteren liegt. Steht man mit den Fußspitzen unmittelbar vor einer Wand, so kann man die Fersen nicht vom Boden ablösen, außer durch Schleudern.

Sitzen.

Beim Sitzen ruht der Rumpf auf den beiden Tubera ischii, wie auf den Kufen eines Wiegepferdes (H. Meyer); er kann deshalb nach vorn und nach hinten schaukeln. Man unterscheidet eine vordere und eine hintere Sitzlage, je nachdem die Schwerlinie des Rumpfes vor oder hinter die Verbindungslinie der Ruhepunkte der Tubera ischii fällt. Zur Erhaltung des Gleichgewichts müssen Oberkörper oder Beine einen dritten Stützpunkt gewinnen.

IV. Das Gehen und Laufen.

Die Untersuchung des Ganges geschah ursprünglich durch einfache Betrachtung Gehender; auf diese Weise konnten die Grunderscheinungen genügend festgestellt werden (Gebr. Weber). Gewisse Eigenschaften des Ganges (Schwankung um die Längsaxe) erfordern Betrachtung von oben, andere (Auf- und Niederschwankung des Rumpfes) eine einfache Graphik, indem z. B. ein an der Schulter befestigter Pinsel an einer Wand eine Spurlinie zeichnet. Vervollkommnete graphische Methoden gestatten aber die Feststellung weiterer Details (Marey). Der Ort des Aufsetzens der Füße und somit die Schrittlänge kann einfach durch die Spuren im Sande, oder durch eine abfärbende Substanz an der Sohle bestimmt werden, die Zeit des Aufsetzens elektromagnetisch durch einen Sohlenkontakt, oder durch ein in der Sohle angebrachtes Luftkissen, welches mit dem Pantographen verbunden ist; diesen und den rotierenden Zylinder kann der Gehende in der Hand tragen. Auch der Druck des aufgesetzten Fußes kann durch schwer komprimierbare Luftkissen in der Sohle, welche mit dem Pantographen verbunden sind, registriert werden („Dynamograph", Marey).

Vollständige Bilder der Gangphasen liefert die Momentphotographie. Die einfachste Methode derselben (Marey) besteht in folgendem: Die weiß bekleidete Versuchsperson geht längs eines schwarzen Hintergrundes, dessen Bild auf der empfindlichen Bromsilber-Gelatineplatte Platz hat. In das Objektiv der Kamera wird aber durch eine mit Ausschnitten versehene schnell rotierende Platte nur für eine Reihe von Momenten das Licht eingelassen. Hierdurch entsteht eine Reihe von Momentbildern, welche, wegen der Ortsveränderung des Gehenden, nebeneinander auf der Platte erscheinen. Zur Registrierung der Momente, welchen jedes Bild entspricht, wird ein auf dem Hintergrund angebrachtes Zifferblatt mit schnell rotierendem Zeiger mit photographiert; jede auf dem Bilde erscheinende Zeigerstellung entspricht einer Aufnahme; eine solche Vorrichtung sieht man in Fig 87 oben links. Folgen, wie es für genaue Analyse nötig ist, die Aufnahmemomente sehr rasch aufeinander, so decken sich die Bilder teilweise, und die Photographie wird schwer entwirrbar. Sie wird aber deutlicher, wenn der Gehende nur auf der einen Körperhälfte weiß, auf der anderen schwarz bekleidet ist, so daß nur die erstere Körperhälfte photographiert wird. Fig. 83 stellt die Kopie einer solchen Aufnahme dar. Noch mehr lassen sich die phasischen Momentbilder häufen, wenn man die ganze Person schwarz bekleidet, und nur die Linien des Skeletts, auf welche es hauptsächlich ankommt, auf der dem Apparate zugewandten Körperhälfte mit weißen Borten markiert. Eine derartige Aufnahme ist in Fig. 86 dargestellt. — Beschränkt man sich auf die Trajektorie einzelner Punkte des Körpers, so genügt es, diese Punkte weiß zu bezeichnen (oder durch eine Glühlampe zu markieren, Soret) und in einem dunkeln Raume ohne weitere Vorrichtung auf die Kamera wirken

zu lassen. Mit zwei Apparaten kann man auch eine stereoskopische Aufnahme der Trajektorie im Raume oder Projektionen auf zwei zu einander senkrechte Koordinatenebenen gewinnen (Braune & Fischer).

Ein anderes, vollkommeneres, aber kostspieligeres Verfahren (Muybridge, Anschütz) besteht darin, parallel der Bahn soviel Kameras aufzustellen, wie Phasen aufgenommen werden sollen, und deren Momentverschlüsse durch den Gehenden selbst sukzessive auslösen zu lassen (elektrisch oder durch Zerreißung von Fäden).

Zur Aufnahme von Bewegungen ohne wesentliche Ortsänderung macht man mittels eines am Fokus der Kamera rasch vorüberziehenden Filmstreifens mit Arretierungs- und Verschlußvorrichtung Serien zahlreicher rasch folgender Momentaufnahmen, z. B. 100 in 1 sek (Kinematograph von Edison).

Das Vorwärtsgehen besteht nach der Schematisierung der Gebr. Weber darin, daß das Becken rythmisch abwechselnd durch eins der beiden Beine (das aktive) gestützt und um eine Schrittlänge vorwärts geschoben wird, während das andere (passive) Bein nur an ihm hängt. Im Beginne eines Schrittes ist das aktive Bein in senkrechter Stellung leicht gebeugt und bildet eine Kathete eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen Hypotenuse von dem nach hinten vollkommen ausgestreckten und nur mit der Zehenspitze den Boden berührenden passiven Bein gebildet wird, und dessen andere Kathete die Verbindungslinie beider Füße am Boden darstellt. Das aktive Bein geht nun, das Becken vorschiebend, aus seiner senkrechten Kathetenstellung in eine schräg nach vorn gerichtete Hypotenusenstellung über, wobei es sich, da das Becken in horizontaler Richtung vorgeschoben werden soll, entsprechend verlängern muß, indem es sich in allen seinen Gelenken streckt; die Streckung des Fußes (vulgär) bewirkt eine Ablösung der Ferse vom Boden, wodurch der Stützpunkt auf die Capitula metatarsi und schließlich auf die Spitze der großen Zehe übergeht; der Fuß wird also wie eine aufgehobene Kette vom Boden abgewickelt. Jetzt hat das aktive Bein dieselbe Stellung, welche im Anfang das passive hatte. — Dieses letztere (welches beim vorhergehenden Schritte als aktives dieselbe Bewegung durchlaufen hatte) verläßt im Beginn des Schrittes den Boden und macht um seinen Aufhängepunkt am Becken eine Pendelschwingung nach vorn (Gebr. Weber), durch welche sein Fuß um eben so weit vor den aktiven gebracht wird, als er im Beginn des Schrittes hinter demselben stand, d. h. eine Schrittlänge; er wird jetzt niedergesetzt und steht, da unterdes die Vorschiebung des Beckens durch das aktive Bein vollendet ist, senkrecht unter diesem, wie im Anfang des Schrittes der aktive Fuß. Während der Pendelschwingung hat sich das Bein wieder flektiert, wodurch zugleich das Streifen des Fußbodens ver-

hindert wurde. Beide Beine stehen nun, jedoch mit vertauschten Rollen, genau wie im Anfang des Schrittes, und es beginnt ein neuer Schritt; das ganze Dreieck ist um eine Schrittlänge vorgeschoben, der aktive Fuß ist stehen geblieben, der passive um zwei Schrittlängen vorgependelt.

Fig. 82 stellt nach Gebr. Weber, 14 auf einander folgende Stellungen des Körpers während eines Schrittes dar, der Deutlichkeit halber in vier Gruppen verteilt. Die Gruppe 4 bis 7 gibt die Stellungen, bei welchen beide Füße den Boden berühren. In 8 hat das abgewickelte passive Bein den Boden verlassen, macht in 8 bis 14 seine Pendelschwingung, welche sich in 1 bis 3 vollendet; in 12 oder 13 etwa ist es vor dem aktiven Bein vorübergegangen, und ist in 14, 1, 2, 3 vor demselben; in 4 ist es niedergesetzt und beginnt etwa in 7 aktiv zu werden. Weit sprechender ist die Marey-sche Photographie Fig. 83, welche die rechte Körperhälfte (s. S. 187) bei langsamem Gehen darstellt. Sie umfaßt 4 Schritte; die ersten 3 Bilder zeigen die Aktivität, die beiden nächsten das Pendeln, die 3 folgenden wieder die Aktivität u. s. f. Man erkennt auch die begleitenden Armbewegungen, sowie das unten zu erwähnende Auf- und Niederschwanken des Rumpfes und Kopfes. Die Zahlen auf der Bodenlinie bedeuten etwa halbe Sekunden.

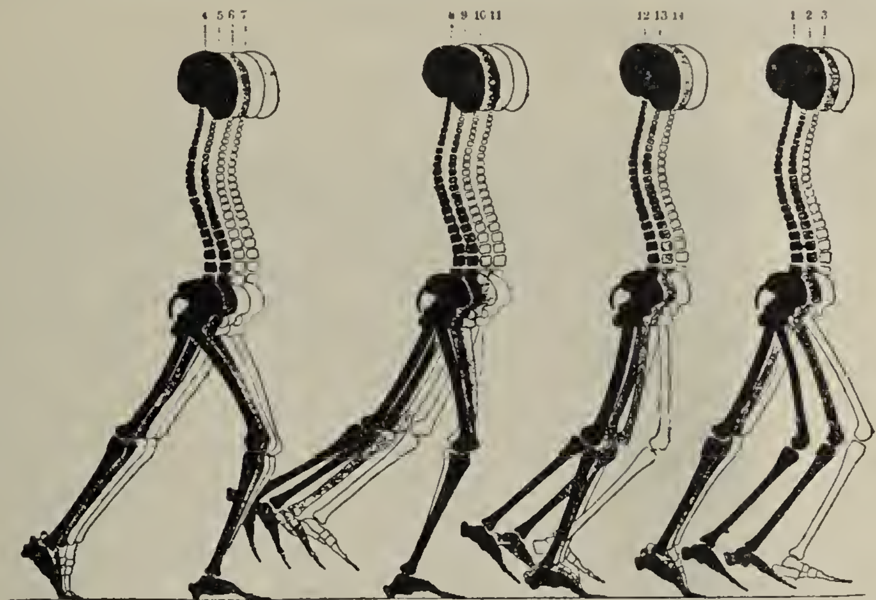


Fig. 82.



Fig. 83.

Die Weber'sche Schematisierung ist durch die strengere Untersuchung des Ganges (besonders Braune & Fischer) in vielen Punkten ergänzt und berichtigt worden, läßt sich aber im ganzen noch zur Orientierung des Anfängers benutzen. Wesentlich ist, daß im Momente der Ablösung des passiven Beins das Hüftgelenk nicht, wie hier angenommen, vertikal über dem aktiven Fuß, sondern weit mehr

nach hinten steht (FISCHER). Für die ebenfalls mehrfach angefochtene Pendelbewegung spricht namentlich, daß bei schnellem Gange die Schrittdauer wirklich der Pendelschwingungsdauer entspricht.

Geschwindigkeit des Gehens.

Die Geschwindigkeit, mit welcher der Gehende fortschreitet, muß abhängen: 1. von der Schrittlänge s; ist l die Länge eines Beines bei völliger Streckung, f seine Verkürzung durch Flexion im Beginn der Abwicklung, so ist notwendig

$$s = \sqrt{l^2 - (l-f)^2} = \sqrt{f(2l-f)},$$

d. h. die Schrittlänge ist um so größer, je länger das Bein (die Person) und je größer seine Verkürzung durch Flexion, d. h. je niedriger das Becken getragen wird: Fig. 84 stellt das Profil der Beine der gleichen Person bei kleinen und bei großen Schritten dar; — 2. von der Schrittdauer t. Für ein einzelnes Bein setzt sich die ganze Periode, d. h. die Dauer zweier Schritte, zusammen aus der Zeit der Abwicklung a und der Zeit der Pendelschwingung b, es ist also

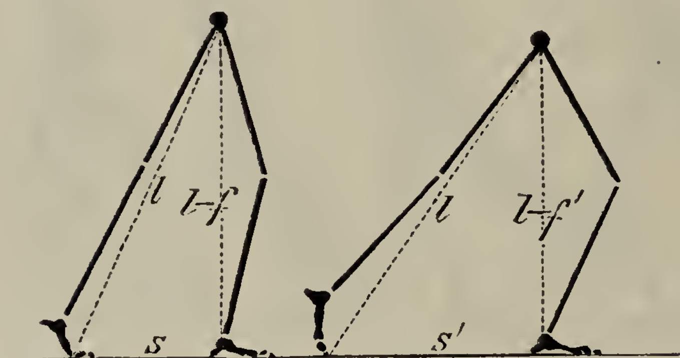


Fig. 84.

$$t = \frac{1}{2}(a+b);$$

der Schritt erfordert also um so weniger Zeit, a) je rascher die Abwicklung geschieht, was von der Willkür abhängt, b) je kürzer die Pendelschwingungsdauer, d. h. je kürzer das Bein (die Person); kleine Personen machen also rasche, aber kurze Schritte.

Bei gewöhnlichem schnellen Gange ist $a = b$, also $t = a = b$, die Schrittdauer also gleich der Schwingungsdauer; dies wird durch die Kurven r und l (für rechtes und linkes Bein) in A, Fig. 85, dargestellt; die graden Linien stellen die Zeit der Abwicklung oder Bodenberührung, die Bögen die Zeit der Schwingung dar. Bei langsamem Gange (B) ist dagegen $a > b$, infolge dessen existiert bei jedem Schritte ein Zeitraum $c = \frac{1}{2}(a-b)$, in welchem beide Füße den Boden berühren. Umgekehrt beim

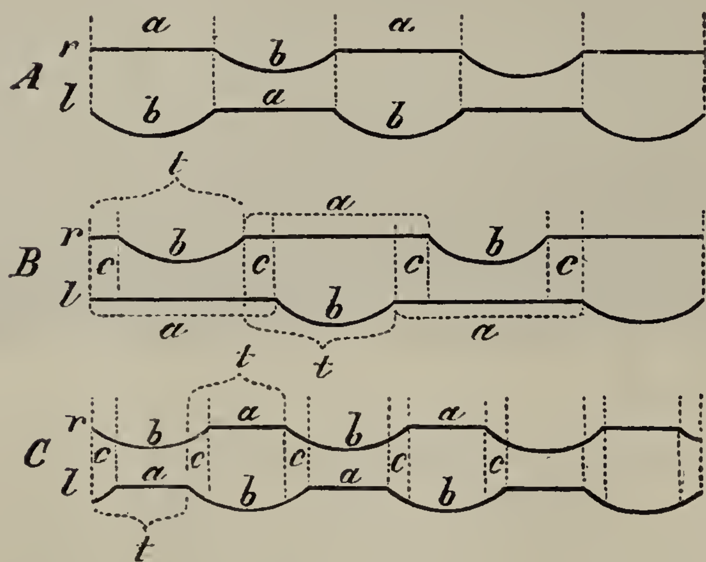


Fig. 85.

Laufen (Springen, Rennen) ist $a < b$ (siehe C), d. h. die Abwicklung geschieht so rasch und schleudernd (wozu starke Flexion im Anfang nötig ist), daß der Körper

geworfen wird, und in dem Zeitraum $c = \frac{1}{2}(b-a)$ kein Fuß den Boden berührt. Man kann daher auch die Schrittdauer t als die Summe der Schwingungsdauer b und der Zeit $c = \frac{1}{2}(a-b)$, in welcher beide Füße den Boden berühren, definieren; diese Zeit wird bei schnellem Gang 0, beim Lauf negativ. Der Wert $t = b + c$ ist derselbe wie oben, denn $b + \frac{1}{2}(a-b) = \frac{1}{2}(a+b)$. Die Ganggeschwindigkeit ergibt sich also zu

$$v = \frac{s}{t} = \frac{\sqrt{f(2l-f)}}{\frac{1}{2}(a+b)}.$$

Fig. 86 ist eine Marey'sche Skelett-Photographie eines Laufenden, in der S. 187 besprochenen Weise gewonnen. Die Zeiteinteilung stellt je $\frac{1}{15}$ Sekunde dar. Weitere

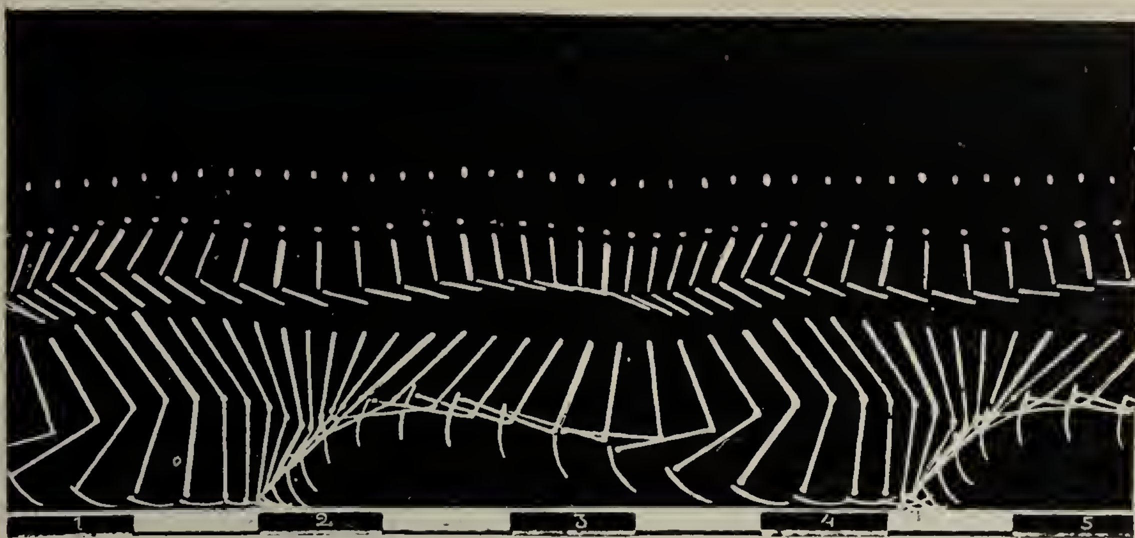


Fig. 86.

Charakteristika des Laufes außer den schon erwähnten sind folgende: Beim Lauf ist das Knie in keinem Moment gestreckt, und der Fuß berührt nur mit der Spitze oder dem Vorderteil den Boden; s. auch unten.

Als Beispiele der absoluten Zeit- und Raumwerte mögen hier einige äußerste und mittlere aus den zahlreichen Messungen der Gebr. Weber herausgegriffen werden.

Gehen.			Laufen.		
Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit	Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit
0,335 sek	0,851 m	2,397 m	0,247 sek	1,753 m	6,66 m
0,630 „	0,658 „	1,044 „	0,326 „	0,934 „	2,862 „
1,050 „	0,398 „	0,379 „	0,301 „	0,315 „	1,047 „

Bei schnellerer Schrittfolge werden die Schritte also zugleich länger. Nach Marey gilt dies nicht mehr, wenn die Schrittzahl 150 p. min übersteigt, also die Schrittdauer unter 0,4 sek sinkt; die Geschwindigkeit nimmt bei mehr als 160 Schritten p. min sogar ab. Beim Laufen nimmt sie dagegen mit der Schrittzahl beständig zu und nähert sich einem Grenzwert von 10 m.

Als Nebenerscheinungen beobachtet man beim Gange ein leichtes Auf- und Niedergehen des Rumpfes (beim Gehen etwa 32, beim Laufen 21 mm, Gebr. Weber), welcher also nicht streng horizontal vorgeschoben wird; ferner eine leichte Schwankung desselben um die Längsaxe (aus der Vogelperspektive erkennbar); Mitbewegungen der oberen Extremi-

tät u. dgl. m. Der Rumpf ist nach vorn geneigt, um so stärker je schneller der Gang.

Die erwähnte Drehung des Rumpfes um die Längsaxe beträgt am Becken etwa 9°, und zwar geht die passive Seite voran, das Maximum fällt in den Moment, wo beide Füße aufruhen. An den Schultern ist die Rotation entgegengesetzt und größer (12°, beim Laufe sogar 45°); sie entspricht also der Armbewegung (Marey & Demeny).

Die beim Gehen geleistete Arbeit konnte bisher nur sehr ungenügend geschätzt werden, weil alle zu Grunde gelegten theoretischen Betrachtungen anfechtbar sind. Beim langsamen Gehen soll die Arbeit pro Schritt etwa 9, beim schnellsten Lauf 24 kg-m betragen (Marey & Demeny).

Unter Springen versteht man eine schnellende Streckung eines oder beider Beine nach starker Beugung, wodurch der Rumpf in die Höhe geworfen und eine Strecke weit, z. B. über einen Graben, ein Seil fortgeschleudert wird. Die Mannigfaltigkeit dieser Bewegungsform ist, ihrem verschiedenen Zweck entsprechend, weit größer als die des Ganges.

Fig. 87 ist die Phasenaufnahme eines Sprunges über ein schlaffes Seil. Beim Anlauf ist die Vorwärtsbewegung viel schneller als beim Niedergang, daher die Bilder bei



Fig. 87.

ersterem weit abstehend, bei letzterem gedrängt und sich teilweise deckend; die Aufnahmen sind nämlich, wie der mitphotographierte Zeiger aufweist (vgl. S. 187), in genau gleichen Intervallen gemacht. In dem Augenblick der höchsten Elevation werden die Arme nach oben gestreckt, und dadurch dem Schwerpunkt eine nach oben gerichtete, dem Fall entgegengesetzte Bewegung erteilt, durch welche der Fall gemildert wird.

Auf den Gang der Vierfüßer kann hier nicht eingegangen werden.

V. Das Schwimmen.

Das wahre Schwimmen an der Oberfläche des Wassers, für gewöhnliche Luftatmer die einzige länger aushaltbare Form, ist in der Regel

kein einfach hydrostatisches Schwimmen, da das spezifische Gewicht des Körpers größer ist als das des Wassers, und auch der Gasgehalt der Lungen und des Darmes das mittlere spezifische Gewicht des Gesamtkörpers, abgesehen von tiefster Inspiration, nicht unter das des Wassers bringt (etwa 1,03, Bergonié): es findet daher ein langsames Sinken statt, welchem Muskelbewegungen (Schwimmbewegungen) entgegenzuwirken haben. Leichen steigen durch Fäulnisgase an die Oberfläche; die Brust steht beim Schwimmen höher als der Hinterkörper. Vögel schwimmen wegen ihrer Luftsäcke ohne weiteres, dazu kommt noch die im Gefieder gefangene Luft. Das Schwimmen wird erleichtert durch Fettreichtum des Körpers, tiefe Inspiration und durch besondere Schwere des Wassers (Wasser des Meeres und sehr salzreicher Steppenseen, wie das tote Meer).

Die angegebenen Schwimmbewegungen sind wesentlich solche, welche durch einen Flächendruck nach unten gegen den Widerstand des Wassers den Körper heben, und so das Sinken rythmisch kompensieren. Aehnliche Flächendrücke nach hinten treiben den Körper vorwärts und lenken ihn seitwärts. Die drückende Hand muß in die Ausgangsstellung entweder langsamer oder in widerstandsfreierer Haltung (schneidend) zurückkehren, damit die entgegengesetzten Bewegungen sich nicht in ihrer Wirkung aufheben.

Nicht ganz richtig wird auch die Bewegung der Fische innerhalb des Wassers als Schwimmen bezeichnet. Auch der Fisch würde wegen seines spezifischen Gewichtes zu Boden sinken, wenn er nicht durch den Gasgehalt der Schwimmblase gehoben würde. Ueber die Wirkung der letzteren sind vielfach irrtümliche Ansichten geäußert worden: sie ergibt sich aus folgender Betrachtung. Es sei U das Volum des massiven Fischkörpers, s dessen spez. Gewicht, V das Volum der Schwimmblasenluft beim atmosphärischen Druck (B mm Hg), v ihr wirkliches Volum, h der Abstand des Fisches von der Oberfläche in Metern und α der Druck von 1 m Wasser (73,5 mm Hg), endlich p ein von der Muskulatur auf die Blasenluft ausgeübter Druck, ebenfalls in mm Hg. Dann ist für die Tiefe h nach dem Mariotte'schen Gesetz:

$$v = \frac{BV}{B + p + \alpha h};$$

ferner ist das Gewicht des Fisches, wenn man von dem der Blasenluft absieht, $= Us$, das Volum des Fisches mit Blase $U + v$, also das spez. Gewicht des ganzen Tieres

$$\sigma = \frac{Us}{U + v}.$$

Es findet also Gleichgewicht statt, wenn letzterer Ausdruck $= 1$ ist, d. h. in der Tiefe

$$h' = \frac{1}{\alpha}\left(\frac{BV}{U(s-1)} - B - p\right).$$

Der Fisch würde also in um so größerer Tiefe im Gleichgewicht sein, je mehr Luft seine Blase enthält im Vergleich zu seiner Körpergröße, ferner je höher der Barometerstand (dieser Einfluß kehrt sich um, wenn V kleiner ist als etwa 6 % von U), endlich je geringer die muskuläre Kompression der Blase. Aber dieser Gleichgewichtszustand ist nur ein labiler, ebenso wie der des Schwimmers eines Kartesianischen Tauchers (Liebreich); denn für stabiles Gleichgewicht müßte, wenn der Fisch ein Minimum unter h'

sinkt, Auftrieb eintreten; es wird aber im Gegenteil dann das spez. Gewicht $\sigma > 1$; der Fisch sinkt also bis auf den Grund und umgekehrt steigt er bis an die Oberfläche, sowie er ein Minimum höher kommt als die labile Gleichgewichtslage.

Trotzdem wird sich der Fisch in einem bestimmten Niveau halten können, wenn er seine Muskeln periodisch wirken läßt, so daß p um einen gewissen Mittelwert oszilliert; je höher dieser Mittelwert, um so kleiner wird h', d. h. um so höher schwebt der Fisch. Daß beständig ein Muskeldruck vorhanden ist, geht daraus hervor, daß tote Fische und solche, denen man die Blase herausgenommen und unentleert außen festgebunden hat, an die Oberfläche kommen. Da aber die disponible Muskelkraft eine Grenze hat (bei vielen Fischen sind überhaupt keine direkt auf die Blase wirkenden Muskeln vorhanden), und der Gasgehalt der Blase ein bestimmter ist, so wird jeder Fisch auf einen bestimmten Tiefenbereich angewiesen sein. Tiefseefische werden mehr Gas enthalten müssen, als Hochseefische: werden erstere gewaltsam an die Oberfläche gezogen, so langen sie meist mit geplatzter Blase an. Eine dauernde Anpassung an geringere oder größere Tiefen kann durch Verminderung resp. Vermehrung des Gasgehalts der Blase erfolgen, erstere durch Entleerung (wo ein Schlundkanal vorhanden ist) oder Resorption, letztere durch Sekretion. — Lage und Luftgehalt der Schwimmblase beeinflussen auch die Lage des Schwerpunktes, also die Stellung des Fischkörpers (Charry); doch ist die Ansicht, daß der Fisch durch aktive Verdrängung von Luft aus einer Abteilung der Blase in die andere seine Stellung ändere, durch direkte Druckregistrierung mittels eingeführter Trokarts widerlegt (Charbonnel-Salle). — In niederen Seetieren kommen auch Flüssigkeiten vor, welche leichter sind als das Meerwasser (Verworn, Brandt).

Die Fortbewegung des Fisches unter Wasser geschieht durch Beugung und Streckung des Rumpfes, besonders des Schwanzes, unter Beihilfe der Flossen. Plötzliche Streckung des Schwanzes treibt das Tier vorwärts; die seitliche Komponente wird kompensiert durch abwechselnde Streckung von beiden Seiten her. Auch hier muß die Beugung mit geringerer Geschwindigkeit oder in anderer Haltung geschehen als die Streckung (vgl. oben).

IV. Das Fliegen.

Die Bewegung in der Luft ist derjenigen im Wasser insofern analog, als der Körper beständig die Tendenz zum Sinken hat, welcher durch reaktive Bewegungen der Flügel entgegengewirkt werden muß. Diese bestehen in raschem Drucke der Flügelfläche nach unten, während das Zurückkehren nach oben langsamer und in widerstandsfreierer Haltung erfolgt. Der speziellere Modus der Bewegung, welcher noch wenig erforscht ist, sowie die Art des Steuerns in der Luft, kann hier nicht erörtert werden. Der Vogel ist außer durch die Größe der Flügel und die enorme Brustmuskulatur, für deren Ansatz durch den Brustbeinkamm eine sehr große Fläche gewonnen wird, auch durch die mit den Lungen kommunizierenden Luftsäcke und den Luftgehalt der Knochen für das Fliegen organisiert, indem dadurch das Volumen, dessen Widerstand das Fallen erschwert, ohne Vermehrung des Gewichts vergrößert ist.

Auch für das Studium der Flugbewegung wird die Momentphotographie verwendet (Marey). Da aber der helle Himmel das S. 187 besprochene Verfahren verbietet, so wird eine flintenförmige Kamera auf den Vogel gerichtet, welche eine schnell rotierende photographische Platte enthält; diese erhält wie bei der Kinematographie (S. 188) eine Anzahl sehr kurzer Aufnahmen (von $^1/_{700}$—$^1/_{1200}$ sek).

Ueber die zentrale Innervation der Lokomotionsbewegungen s. Kap. VI.

Viertes Kapitel.

Die Stimme und die Sprache.

Geschichtliches. Schon Galen wußte, daß die Stimme durch Anblasen der Stimmritze entsteht. Nach Haller's Darstellung scheint Dodart 1700 der erste gewesen zu sein, welcher erkannte, daß die Höhe des Stimmtons hauptsächlich von der Spannung der Stimmbänder abhängt. Ferrein zeigte 1741, daß die Weite der Stimmritze keinen Einfluß auf die Tonhöhe hat; er lehrte zuerst ausgeschnittene Kehlköpfe künstlich anblasen. Die erste genaue Herleitung des Stimmklanges aus der Physik der membranösen Zungenpfeifen lieferte Joh. Müller 1839 auf Grund der akustischen Untersuchungen von Chladni, Biot, Savart, W. Weber und Wallis. Einen weiteren Fortschritt führte die Erfindung und Vervollkommnung des Kehlkopfspiegels durch Garcia (1855) und Czermak (1860) herbei, sowie die von Helmholtz 1863 eingeführte Klanganalyse. Umfassende Darstellungen der Physiologie der Stimme lieferten außerdem namentlich Liscovius 1814, Harless 1853 und C. L. Merkel 1857.

Die Sprache scheint zuerst von Ammann 1727 wissenschaftlich untersucht worden zu sein. van Kempelen förderte dies Gebiet 1791 namentlich durch die Konstruktion einer Sprechmaschine. Die physikalische Analyse der Vokale wurde durch die Untersuchung der Flüsterlaute von Willis 1832 und Donders 1857 angebahnt und von Helmholtz 1858 und 1863 auf die lauten Vokale ausgedehnt. Die Physiologie der Konsonanten förderte namentlich Brücke 1858 durch die Entdeckung des Stimmanteils an den Mediae. Die Erfindung des Telephons (Graham Bell 1876) und des Phonographen (Edison 1878, 1888) vertiefte das Studium der Sprachlaute beträchtlich. Die wesentlichsten Aufschlüsse verdankt man der Phonophotographie (**66**).

I. Die Stimme.

1. Die stimmbildenden Vorrichtungen.

Das Stimmorgan ist der Kehlkopf, welcher aber daneben auch die lebenswichtige Funktion eines Schutzorgans für die Lungen hat (Kap. IX).

Die Stimmbänder sind, wie ein Frontalschnitt durch den Kehlkopf lehrt (Fig. 88), zwei prismatische, sagittal gestellte Massen *a*, *a*, welche zwischen ihren inneren scharfen Kanten eine Spalte, die Stimm-

ritze, frei lassen; die innere Kante ist rein ligamentös und der eigentlich schwingende Teil. Die Stimmbänder sind vorn dicht neben einander an der hinteren Fläche des Schildknorpels befestigt; dieser Insertionspunkt kann, vermöge der Drehbarkeit des Schildknorpels um eine frontale, durch seine Gelenke am Ringknorpel gehende Axe, einen Bogen beschreiben, welcher von hinten (und oben) nach vorn und etwas nach unten geht; die Stimmbänder werden dadurch gespannt und entspannt. Die hinteren Insertionspunkte beider Stimmbänder sind getrennt, jeder am Proc. vocalis eines Gießbeckenknorpels; sie können der Hauptsache nach eine Bewegung von innen nach außen ausführen: hierdurch kann die Stimmritze bis zum Schluß verengt, und umgekehrt weit geöffnet werden, und zwar, da die vorderen Insertionspunkte stets vereinigt bleiben, in Gestalt eines nach hinten offenen Winkels.

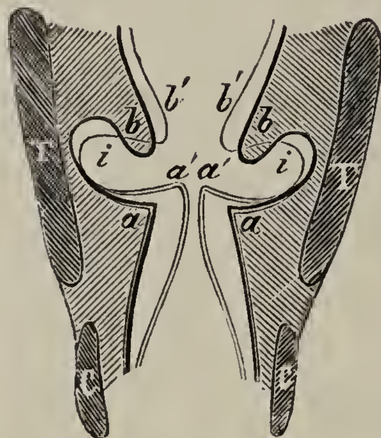


Fig. 88.
T Durchschnitt des Schildknorpels, *C* desgl. des Ringknorpels, *a* wahres, *b* falsches Stimmband in Ruhestellung, *a' b'* dieselben in Intonationsstellung, *i* Morgagni'sche Tasche.

Die Gießbeckenknorpel („Stellknorpel", LUDWIG, weil sie für die Stellung der Stimmbänder maßgebend sind) sind zwei auf dem abschüssigen Teile des oberen Randes der Ringknorpelplatte aufsitzende dreiseitige Pyramiden mit nach oben gerichteter Spitze und (nach vorn konvex) gekrümmter Axe. Ihre Basis, welche die Gelenkfläche besitzt, stellt annähernd ein stumpfwinkliges Dreieck (*A* in der schematischen Fig. 89) dar, dessen stumpfer Winkel fast verstrichen ist; der vordere spitze Winkel *v* ist der Proc. vocalis (s. oben), der hintere *m* ist wulstig und heißt wegen der Muskelansätze Proc. muscularis. Die Gelenke sind der Hauptsache nach Scharniere, deren Axen *aa'* nach hinten und oben konvergieren, die Scharnierbewegung muß also den Proc. vocalis mit der Hebung zugleich nach außen, mit der Senkung zugleich medianwärts bewegen. Schon die Scharnierbewegung also hat einigen Einfluß auf die Weite der Stimmritze. Ausgiebiger aber verändert sich letztere dadurch, daß der Gießbeckenknorpel, da seine Gelenkfläche in der Axenrichtung kürzer ist als die des Ringknorpels, längs der Axe etwas gleiten kann (also zwischen außen unten und innen oben), und außerdem wegen der geringen Berührungsfläche auch eine rotatorische Bewegung um seine eigene Längsaxe ausführen kann, welche den Proc. vocalis am wirksamsten ab- und adduzieren muß. In Fig. 89 stellt *A'* die gleitende Verschiebung nach innen und oben, *A''* die Rotationen dar.

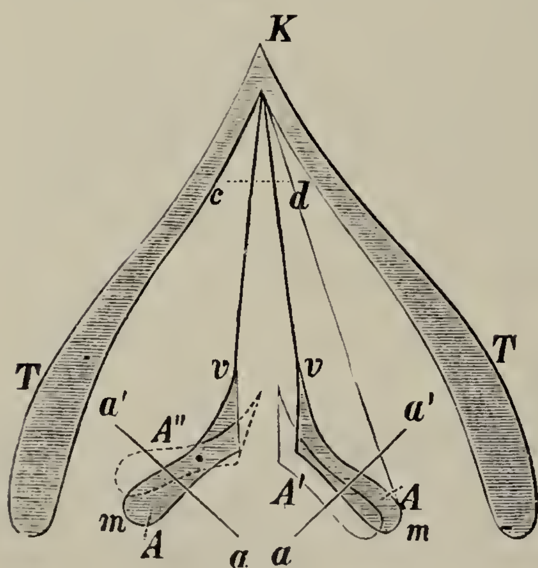


Fig. 89.

Von den Muskeln wirkt:

1. der Krikothyreoideus durch Herabziehung des Schildknorpels oder Heraufziehung des Ringknorpels (welcher von beiden der relativ feste Teil ist, ist für das Stimmband gleichgültig; nach MARTEL, HOOPER u. A. soll es der Schildknorpel sein) verlängernd und spannend auf die Stimmbänder. Seine schräg nach außen aufsteigenden Fasern wirken außerdem auf den kielförmig vorspringenden Schildknorpel des Mannes etwas seitlich komprimierend (Komponente *cd* in Fig. 89), den Kiel also vortreibend, was die spannende Wirkung verstärken muß. Endlich hat der Muskel bei geöffneter Stimmritze wegen des schrägen Verlaufs der Stimmbandränder *Kv* eine gewisse adduzierende (die Glottis verengende) Komponente.

2. Der Thyreoarytaenoideus, welcher das prismatische Stimmband fast ganz mit Muskelfasern verschiedenster Richtung ausfüllt, ist in seiner Wirkung am schwersten verständlich. Da er beide Insertionen des Stimmbandes einander nähert, so ist er vor allem Antagonist des Krikothyreoideus und Verkürzer und Abspanner des Stimmbandes. Zugleich aber muß er das Prisma verdicken. Die Vorwärtsbewegung des Gießbeckenknorpels hat aber zugleich (S. 196) eine stimmritzenschließende Wirkung, welche noch verstärkt wird durch die schrägen Fasern von der Richtung *Km*, welche durch Rotation (im Sinne *A''*) schließend wirken. Die vertikalen Fasern wirken außerdem abplattend auf das Prisma und drängen seine scharfe Kante nach innen (was der erweiternden Tendenz des Luftstroms entgegenwirken soll, JELENFFY). Ob außerdem Partialkontraktionen das Stimmband in schwingende und nicht schwingende Abteilungen gliedern, also wie der greifende Finger beim Geigenspiel wirken können, ist unentschieden. Ein Teil der Fasern endlich strahlt in das falsche Stimmband ein (Taschenbandmuskel, RÜDINGER).

3. Die beiden Krikoarytaenoidei, lateralis und posticus, können anscheinend sowohl vereinigt, wie auch antagonistisch wirken. Vereint drehen sie den Gießbeckenknorpel um seine Gelenkaxe nach hinten, öffnen also die Stimmritze und spannen zugleich etwas das Stimmband. Die öffnende Wirkung hat aber in noch höherem Grade der für sich allein wirkende posticus infolge der Drehung von *A''* nach *A*, während der lateralis allein wirkend nach *A''* dreht, also schließend wirkt.

4. Die Interarytaenoidei (transversus und obliqui) schieben erstens beide Gießbeckenknorpel zusammen, womit Schließung der

Stimmritze und namentlich des zwischen beiden Knorpeln liegenden Raumes (fälschlich „Atemritze" genannt), und in gewissem Grade auch Anspannung der Stimmbänder verbunden ist. Mit den Oeffnern zusammenwirkend drehen sie die Gießbeckenknorpel nach hinten innen um ihre Längsaxe, so daß sie nur mit den hinteren inneren Kanten zusammenstoßen.

Die Muskeln der Epiglottis und die äußeren Kehlkopfmuskeln können hier übergangen werden.

Hiernach wirken 1) verlängernd und spannend: Krikothyreoideus. Interarytaenoidei, 2) verkürzend und abspannend: Thyreoarytaenoideus, 3) verengernd oder schließend: Thyreoarytaenoideus, Krikoarytaenoideus lateralis, Interarytaenoidei, 4) öffnend: Krikoarytaenoideus posticus, auch zusammen mit dem lateralis. Ferner haben alle Spanner eine schließende, alle Oeffner eine spannende Komponente. Die Spannung der Stimmbänder kann durch künstliche Reizung der Spannmuskeln bei Hunden bis fast 1 kg getrieben werden (Réthi).

Sind alle Muskeln erschlafft, so bewirkt die bloße Elastizität der Bänder oder die überwiegende der Oeffner mäßiges Offenstehen der Stimmritze. Dies ist daher die Stellung in der Leiche. Sie lehrt, daß das einfache Offenhalten der Glottis, die Bedingung des Atmens, keine Muskelarbeit erfordert.

Im Leben läßt sich die Stimmritze mittels des Kehlkopfspiegels oder Laryngoskops beobachten. Beim ruhigen Atmen ist sie weniger weit als in der Leiche, erweitert sich aber mit jeder Inspiration, bei tiefster ad maximum. Bei jeder Stimmgebung nähern sich die Stimmbänder bis fast zum Verschluß, und schließen sich völlig luftdicht bei der Bauchpresse, beim Husten u. s. w.

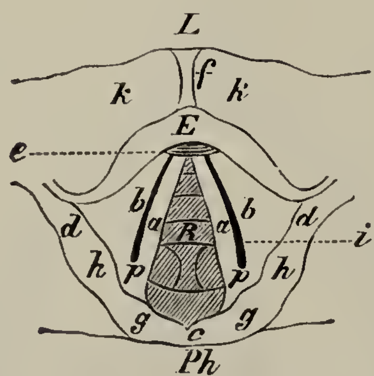


Fig. 90.

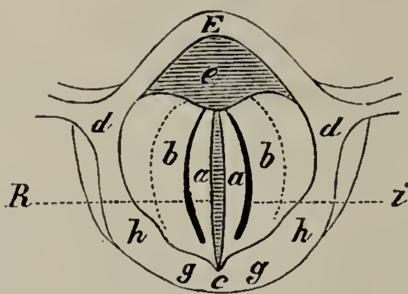


Fig. 91.

L Zungengrund. *Ph* Pharynx. *E* Rand der Epiglottis. *e* hintere Fläche derselben, *k* Sinus glosso-epiglotticus, *f* Frenulum epiglottidis, *R* Rima glottidis, *a* wahres, *b* falsches Stimmband, *i* Eingang in die Morgagni'sche Tasche, *c d* Lig. ary-epiglotticum, *p* Processus vocalis, *g* Wulst des Santorini'schen, *h* desgl. des Wrisberg'schen Knorpels.

Der Kehlkopfspiegel von Garcia besteht in einem gestielten Spiegelchen, welches (erwärmt, um das Beschlagen zu verhindern) an das Gaumensegel so angedrückt wird, daß es mit den Axen des Kehlkopfs und der Mundhöhle einen Winkel von 45° bildet. Beleuchtet wird der Spiegel durch direktes Sonnenlicht oder reflektiertes Lampenlicht; der Beobachter blickt im letzteren Falle durch eine Oeffnung des Reflektors. Fig. 90 und 91 stellen schematisch das laryngoskopische Bild dar, Fig. 91 bei ruhiger Einatmung und weiter Stimmritze (in der Tiefe derselben erscheinen die Knorpelringe und

die Teilungsstelle der Luftröhre), Fig. 91 für Intonationsstellung. Bei tiefster Einatmung ist die Stimmritze noch weiter als in Fig. 90 und in der Mitte winklig nach außen gezogen, so daß sie einen Rhombus bildet.

Zur Beobachtang der Stimmbandschwingungen kann der Kehlkopfspiegel mit einer stroboskopischen Vorrichtung (**61**) oder phasisch intermittierender Beleuchtung verbunden werden (Mach, Oertel u. A.). Bei ungleicher Spannung beider Stimmbänder (aus nervösen Ursachen) können alternierende Schwingungen derselben auftreten, so daß beide Bänder entgegengesetzte Phasen haben (Koschlakoff, Simanowski).

Die falschen oder oberen Stimmbänder sind anscheinend nur Befeuchtungsapparate für die wahren, können aber ebenfalls einander stark genähert werden und den Kehlkopfverschluß vervollständigen, ja selbständig bewirken; ihr Mechanismus ist noch nicht völlig klargestellt. Die zwischen oberen und unteren Stimmbändern liegenden, außen nach oben umbiegenden Höhlungen, die Morgagni'schen Taschen (Fig. 88, 90, 91), werden meist als Resonanzräume betrachtet.

Die motorische Innervation des Kehlkopfs geschieht durch den R. laryngeus inferior (recurrens) n. vagi; den Krikothyreoideus versorgt der R. laryngeus superior.

Einseitige Rekurrenslähmungen (z. B. des linken durch Aneurysmen des Aortenbogens) lähmen das gleichseitige Stimmband und machen dadurch Aphonie; jedoch geht ein Teil der Fasern des Rekurrens sowie des Laryngeus sup. über die Mittellinie auf die gleichnamigen Muskeln der anderen Seite über.

Beim Kaninchen gibt auch der R. pharyngeus n. vagi einen Zweig (R. laryngeus medius), hauptsächlich an den Krikothyreoideus, ab (Exner). Rekurrenslähmung macht Adduktion des Stimmbandes; ob dieselbe vom Ueberwiegen des Krikothyreoideus (Exner & Wagner), welcher eine adduzierende Komponente hat (S. 197), herrührt, ist streitig. Ueber die wechselnden Wirkungen der Rekurrensreizung s. oben S. 147, über Atrophie nach Durchschneidung des Laryngeus sup. S. 151.

Die inspiratorische Erweiterung (welche übrigens bei manchen Personen fehlt) ist auch nach Durchschneidung der Postici noch vorhanden, beruht also wahrscheinlich zum Teil auf Nachlaß der Kontraktion der Verengerer (Grossmann u. A.). Vielfach wird überhaupt gekreuzte Innervation (S. 182) der Erweiterer und Verengerer angenommen; vgl. auch S. 147.

Sensibler Nerv des Kehlkopfs ist der R. laryngeus sup.; daß auch der Rekurrens sensible Fasern enthalte (Burkart), wird bestritten. Der Laryngeus superior wirkt auch gefäßerweiternd und sekretorisch auf die Schleimhaut (Hédon).

2. Die Stimmbildung.

Die zu einer Spalte verengte Stimmritze wird durch den exspiratorischen Luftstrom angeblasen, wobei die Stimmbänder eine membranöse Zunge (**62**) darstellen, und ein Ton entsteht, was sich auch an ausgeschnittenen Kehlköpfen zeigen läßt. Auch inspiratorisch lassen sich Töne hervorbringen. Gute Sänger sollen nur die Thoraxexspiration wirken lasen (Piltan). Der nötige Druck ist an ausgeschnittenen Kehl-

köpfen je nach der Intensität der Töne zu 13—135 mm Wasser bestimmt worden (J. Müller). Bei Menschen mit Luftröhrenfistel, an welche ein Manometer angesetzt wurde, betrug er 140—200 mm Wasser (Cagniard-Latour, Grützner), stieg aber bei lautem Rufen bis fast 1 m. Bei höheren Tönen ist er cet. par. stärker als bei tieferen. Wird ein Ton von piano auf forte getrieben, so muß zur Kompensation der durch das stärkere Anblasen bewirkten Erhöhung (**62**) eine vertiefende Wirkung der Kehlkopfmuskeln eintreten; die höchsten Töne können, wenigstens mit der Bruststimme, nur forte angegeben werden.

Teilt man die ganze Länge der Glottis in 8 gleiche Teile, so ist das vorderste Achtel bei der Stimmgebung ganz geschlossen, die folgenden $^5/_8$ sind der angeblasene Abschnitt, die hintersten $^2/_8$ bilden die sog. Atemritze (s. oben), welche durch ihre Oeffnungsweite den Druck zu regulieren scheint (Aikins).

Die Epiglottis pflegt sich bei tiefen Tönen zu senken und bei hohen zu heben; jedoch hat sie wahrscheinlich keine die Höhe bedingende Bedeutung, sondern ihre Stellung ist nur von Einfluß auf die Klangfarbe (Walton); dasselbe gilt von den Stellungen der oberen Stimmbänder.

Beim Singen hebt sich der Kehlkopf um so mehr, je höher die Töne sind; diese durch die äußeren Kehlkopfmuskeln bewirkte Einstellung erfolgt wahrscheinlich ebenfalls lediglich im Interesse der Resonanz.

3. Note, Klang und Register der Stimme.

Die Stimmnote wird wie bei Saiten (**60**) durch die Länge und Spannung des schwingenden Teils der Stimmbänder bestimmt. Abweichend von dem Verhalten bei künstlichen Zungenpfeifen (**62**) hat das Ansatzrohr des Kehlkopfes, bestehend aus Vestibulum laryngis, Cavum pharyngonasale, Mund- und Nasenhöhle mit ihren Anhängen, auf die Höhe des Stimmtons keinen Einfluß (J. Müller). Dagegen modifiziert es den Stimmklang durch resonatorische Verstärkung einzelner Partialtöne, und bei der Sprache auch auf andere Weise (vgl. unten). Die gleiche Note klingt bei verschiedenen Sängern sehr verschieden, und dieselbe Person kann ihren Stimmklang durch willkürliche Veränderungen im Ansatzrohr sehr variieren; das Singenlernen besteht großenteils in dem Erlernen der zweckmäßigsten Stellungen. So nimmt bei absichtlich hochgestelltem Kehlkopf und dadurch verkürztem Ansatzrohr (z. B. beim Bauchreden) die Stimme einen gedrückten Charakter an, und bei Senkung des Gaumensegels, so daß die Nase, nach andern nur der Nasenrachenraum, stark resoniert, den sogenannten näselnden; gewöhnlich wird bei der Phonation das Gaumensegel gehoben, aber der Zugang zur Nase nicht

völlig abgeschlossen, wie man mit einem Flämmchen vor den Nasenlöchern nachweisen kann.

Auch bei geschlossenem Munde kann Stimmgebung (sog. Summen) erfolgen; verengt man dabei plötzlich die Nasenlöcher, so sinkt die Stimmnote um etwa $^1/_2$ Ton (Spiess), wahrscheinlich weil die Differenz der Drücke unter und über den Stimmbändern, welche das Anblasen bewirkt, vermindert wird.

Beim Singen unterscheidet man verschiedene Stimmarten, welche sich durch Produktionsweise und Klang, hauptsächlich aber durch die Höhenlage unterscheiden, und welche man in Analogie mit den Orgelregistern als die Register der Stimme bezeichnet. Die beiden hauptsächlichsten sind die Brust- und die Fistelstimme.

Die Bruststimme ist die normale Stimmart, welche zugleich am wenigsten anstrengt und die längste Tondauer gestattet, weil durch die wenig geöffnete Stimmritze die Luft langsam entweicht. Die Stimme kommt scheinbar aus der Brust, weil deren Luftinhalt stark resoniert; dies ist u. a. durch den Fremitus pectoralis, ein mit der Hand fühlbares Schwirren der Brustwand, erkennbar.

Die Fistelstimme ist eine mit größerer Anstrengung verbundene Stimmart, welche eine durchweg höhere Tonlage hat und zur Erzwingung der höchsten Töne benutzt wird. Sie hat ihren scheinbaren Ort im Kopfe, und heißt daher auch Kopfstimme, weil die Resonanz im Ansatzrohr am stärksten ist; ihr Klang ist weicher und an Obertönen ärmer. Der Kehlkopf ist stark gehoben und nach hinten gezogen, die Stimmritze weniger geschlossen; die falschen Stimmbänder stark gespannt und den wahren genähert, nach einigen sogar aufliegend. Man nimmt an, daß die wahren Stimmbänder nur mit ihrem innersten Rande (Lehfeldt, Réthi), oder mit Bildung einer dem Rande parallelen Knotenlinie (Oertel) schwingen, sei es infolge besonderer Kontraktionsart des M. vocalis, sei es durch das Aufliegen des oberen Stimmbandes längs der Knotenlinie. Die Kleinheit des schwingenden Teiles erklärt die Höhe der Töne; die Weite der Stimmritze erklärt die Anstrengung, die schnellere Erschöpfung des Luftvorrates und die stärkere Resonanz des Kopfes.

Auch in der Tiefe gibt es besondere Register, welche als Strohbaß und Kehlbaß bezeichnet werden, auf deren Entstehung aber hier nicht eingegangen werden kann.

6. Umfang, Lage und Tongenauigkeit der Stimme.

Der Umfang gewöhnlicher Singstimmen beträgt für die Brusttöne bis zu 2 Oktaven, bei Kindern viel weniger (im 6. Jahre 1 Oktave, dann allmählich zunehmend, Paulsen). Ihre Lage hängt hauptsächlich von

den Dimensionen des Kehlkopfes ab, und ist daher beim Manne, dessen kielförmig vorstehender Schildknorpel lange Stimmbänder bedingt, am tiefsten; sie erreicht aber diese Tiefe erst durch das plötzliche Wachstum des Kehlkopfs bei der Pubertät (Stimmwechsel, Mutation). Kastraten behalten zeitlebens eine hohe Stimme. Bei beiden Geschlechtern gibt es tiefere und höhere Stimmlagen.

Die gewöhnlichen Lagen sind:

	80					128							256							512							1024
	E	F	G	A	H	c	d	e	f	g	a	h	c^1	d^1	e^1	f^1	g^1	a^1	h^1	c^2	d^2	e^2	f^2	g^2	a^2	h^2	c^3
Baß		│		│		│		│		│		│		│		│		│		│				│			
Bariton				│		│		│		│				│		│		│		│				│			
Tenor						│		│		│				│		│		│		│				│			
Alt								│		│				│				│		│				│			
Mezzosopran										│				│						│				│			
Sopran														│										│			

In ungewöhnlichen Fällen geht der Baß herab bis F_1 (42) und der Sopran hinauf bis a^3 (1708). Im mittleren Lebensalter ist der Stimmumfang am größten. — Den Einfluß der Register zeigt folgende Uebersicht (nach Rossbach):

für den Mann:

	E_1	F_1	G_1	A_1	H_1	C	D	E	F	G	A	H	c	d	e	f	g	a	h	c^1	d^1	e^1	f^1	g^1	a^1	h^1	c^2	d^2	e^2
Strohbaß	│			│			│	│							│							│							│
Kehlbaß				│				│							│							│							│
Bruststimme								│							│							│							│
Fistelstimme															│														│

für das Weib:

	d	e	f	g	a	h	c^1	d^1	e^1	f^1	g^1	a^1	h^1	c^2	d^2	e^2	f^2	g^2	a^2	h^2	c^3	d^3	e^3
Bruststimme	│						│					│											│
Fistelstimme							│																│

Im Einsetzen des richtigen Tones erscheinen die Kehlkopfmuskeln der Sänger ungemein sicher, wenn man die Schwierigkeiten der Kompensation (S. 200) bedenkt. Beim Nachsingen eines angegebenen Tones beträgt der mittlere Fehler nur $\pm$ 0,357 % der Schwingungszahl, doch weicht der Ton durch zeitweises Detonieren bis $\pm$ 1,54 % ab; dies wurde ermittelt, indem man den originalen und den gesungenen Ton phonautographisch aufschrieb und die Differenz der Vibrationen zählte (Hensen & Klünder); singt man gegen die Membran einer manometrischen Flamme (**65**) den Ton einer horizontal schwingenden Stimmgabel, und läßt das Flammenbild von einem an der Gabel befestigten Spiegel reflektieren, so entstehen durch die Zusammensetzung der horizontalen Spiegel- und der vertikalen Flammenoszillation Figuren, welche die Abweichung des gesungenen vom Stimmgabelton erkennen lassen (Hensen).

Der Stimmwechsel tritt für die Sing- und die Sprechstimme oft nicht gleichzeitig ein, und zwar bald für die erstere, bald für die letztere früher (Paulsen).

Anhang. **Mundpfeifen. Tierstimmen.**

Das Pfeifen mit dem Munde besteht in einem Anblasen des kleinen Luftraumes zwischen dem vordersten Zungenteil und den bis auf eine kleine Oeffnung geschlossenen Lippen. Der Wechsel der Noten (etwa zwischen c^2 und c^4) erfolgt durch Veränderung des Luftraumes mittels der Lippen- und Zungenmuskeln. In verdichteter Luft kann man, aus noch aufzuklärenden Gründen, nicht pfeifen (Loewy).

Bei den Säugetieren verhält sich das Stimmorgan wie beim Menschen, die Stimme ist aber viel einförmiger. Den Wiederkäuern fehlen die Morgagni'schen Taschen: bei manchen Affen sind sie dagegen zu enormen Schallapparaten entwickelt. Bei den Vögeln ist der eigentliche (obere) Kehlkopf an der Stimmgebung nicht beteiligt; der untere, meist an der Teilungsstelle der Luftröhre liegende Kehlkopf besitzt mediane und laterale Membranen, welche sich durch muskuläre Anziehung der Bronchi gegen die Trachea nach innen einfalten und zwischen sich eine Spalte bilden, welche angeblasen wird. Unter den Amphibien besitzen besonders die nackten, z. B. die Frösche, in ihrer Stimmlade wahre Stimmbänder, deren Ton bei den männlichen Eskulenten durch ausstülpbare Schallblasen verstärkt wird. Einzelne Fische geben Töne von sich, deren Natur noch nicht aufgeklärt ist; bei einigen rühren sie von der Reibung rauher Knochenteile gegen einander her (J. Müller, Haddon). Bei den übrigen Tieren gibt es mannigfache stimmartige Geräusche, deren sehr verschiedene Entstehungsarten (z. B. durch Reiben gezahnter Schrillleisten bei den Heuschrecken, durch Anreißen einer Trommelmembran bei der Zikade) mit der menschlichen Stimme ebenfalls keine Analogie haben.

II. Die Sprache.

Die dem Menschen durchaus eigentümliche Sprache setzt sich aus Klängen und Geräuschen zusammen, an welchen sich meist, aber nicht notwendig, die Kehlkopfstimme beteiligt, welche aber hauptsächlich im Ansatzrohr des Stimmapparates entstehen. Das Sprechen ohne Stimme heißt Flüstern.

Die Beobachtung der sprachbildenden Bewegungen geschieht teils durch Inspektion der Mundhöhle, wenn der Mund offen ist, teils durch Palpation mittels des in den Mund eingeführten Fingers. Die Anliegestellen der Zunge bei den Konsonanten kann man durch Bestreuen der Zunge mit gefärbten Pulvern markieren (Grützner), oder durch Verwendung einer mit Lykopodium bepuderten Gaumenplatte (Verschuer). Man hat auch versucht, die Bewegungen der Mundteile graphisch zu verzeichnen (Marey u. A.). Um über Offensein oder Verschluß des hinteren Naseneinganges zu entscheiden, bringt man vor die Nasenlöcher eine Kerzenflamme oder einen blanken Spiegel; Defekte der Nase gestatten zuweilen direkte Beobachtung. Endlich sind viele Sprachverhältnisse durch Beobachtung der Sprache bei pathologischen Mißbildungen (Mangel, Adhäsionen des Gaumensegels etc.) aufgehellt worden.

1. Die Vokale.

a. Die Bildung der Vokale.

Die Vokale entstehen durch Anblasen der Mundhöhle mit oder ohne Stimme; die Mundhöhle nimmt für jeden Vokal eine besondere Gestalt an, welche beim lauten Aussprechen und beim Flüstern die gleiche ist. Die Mundöffnung ist am größten bei A, wird kleiner bei O, am kleinsten bei U; auch bei E und I wird sie kleiner als bei A, mehr als die Lippen nähern sich aber hier die Zahnreihen. Die Zunge ist bei A

auf den Boden der Mundhöhle niedergelegt, bei O und noch mehr bei U mit ihrem hinteren Teil dem weichen Gaumen genähert, vorn niedergedrückt, bei E und namentlich bei I im Gegenteil vorn dem harten Gaumen genähert und hinten niedergedrückt. Der Kehlkopf rückt etwas nach oben, am wenigsten bei U, am stärksten bei I (Reihenfolge U, O, A, E, I). Das Gaumensegel wird behufs Absperrung der Nasenhöhle gehoben, am wenigsten bei A, am vollständigsten bei I (Reihenfolge A, E, O, U, I). Bei den nasalierten Vokalen ist umgekehrt die Mundhöhle etwas abgesperrt, indem das Gaumensegel sich der Zungenwurzel nähert (bei den französischen Nasales in geringerem Grade, Löwenberg). Der Verschluß des Nasenrachenraumes ist bei der Hebung nie so vollständig wie beim Schlucken (Voltolini, Falkson).

Die Gestalten, welche hiernach der Resonanzraum des Mundes annimmt, sind annähernd folgende: bei A ein nach vorn weit geöffneter Trichter, bei O und U eine bauchige Flasche, deren Hals nach hinten liegt, bei E und I eine ebensolche, jedoch mit nach vorn liegendem Halse.

Den sog. Zwischenvokalen oder Umlauten (Oa, Ä, Ö, Ü) entsprechen Stellungen, welche zwischen denen der angrenzenden Vokale liegen. Die Diphthongen Ai, Au etc. entstehen dagegen durch rasche Aufeinanderfolge zweier Vokale.

Die Fig. 92—94 (nach Grützner) geben eine Anschauung von der Stellung der Mundteile bei den Vokalen U, A und I.

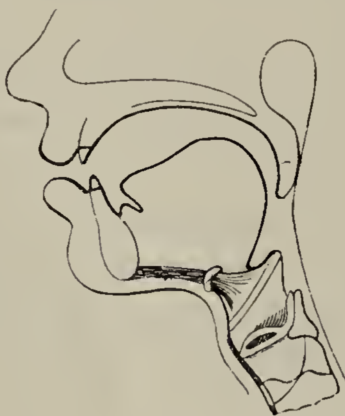


Fig. 92.

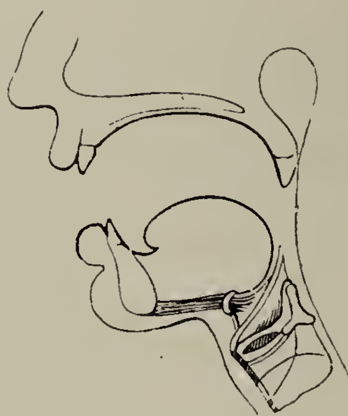


Fig. 93.

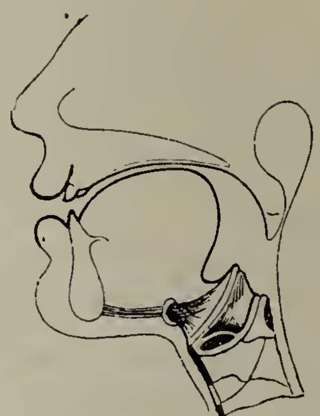


Fig. 94.

b. Das Wesen und die Reproduktion der Vokale.

1. Die geflüsterten Vokale sind Geräusche, welche eine bestimmte vorherrschende Tonhöhe erkennen lassen, am besten, wenn man mehrere Vokale hintereinander flüstert (Donders); einige Vokale haben zwei solche Töne. Jedoch sind die Angaben über die Tonhöhen sehr verschieden, mit Ausnahme der Tatsache, daß sie bei U sehr tief, bei E und besonders bei I sehr hoch sind. Offenbar entstehen diese Ge-

räusche durch das Anblasen des Mundhöhlenraumes; ähnliche Geräusche erhält man auch durch Anblasen künstlicher Behälter von flaschenförmigem und ähnlichem Lumen.

2. Die lauten Vokale sind Stimmklänge, bei deren Produktion dieselben Mundstellungen, also zweifellos dieselben Anblaseräume, wie bei den geflüsterten mitwirken. Verschiedene Vokale, auf dieselbe Stimmnote gesungen, stellen offenbar verschiedene Klänge von gleichem Grundton dar, deren Partialtöne also (**65**) verschiedenes Intensitätsverhältnis haben. Es könnte hiernach scheinen als ob jeder Vokal durch ein bestimmtes stets gleichbleibendes Verhältnis der Partialtöne charakterisiert wäre, das sich also, wenn derselbe Vokal auf verschiedene Noten gesungen wird, nicht ändert. Dann wäre es aber unverständlich, daß der Mundton, welcher für jeden Vokal eine konstante Höhe hat, einen Einfluß auf den Vokalcharakter hat. In der Tat hat sich gezeigt, daß das Verhältnis der Partialtöne eines Vokals bei jeder Notenhöhe ein anderes ist, und zwar so, daß die stärksten Partialtöne immer einem für jeden Vokal konstanten Mundton entsprechen (Helmholtz, Hermann, Pipping).

Die Klangnatur der Vokale wird durch folgenden Versuch erwiesen (Helmholtz). Ein Klavier mit aufgehobenem Dämpfer läßt jedes auf das Saitensystem wirkende Instrument in seiner Klangfarbe nachklingen, weil die Saiten ein Resonatorensystem bilden, und die im Klange enthaltenen Partialtöne im allgemeinen eine entsprechende Saite in Mitschwingung versetzen können; so klingen auch hineingesungene Vokale treu wieder. Auf die speziellere Natur des Vokalklanges gestattet aber dieser Versuch keine Schlüsse.

Die Mundtöne können, außer direkt durch das Gehör (wie bei den geflüsterten Vokalen), auf folgende Arten bestimmt werden (Helmholtz, Auerbach): Man bringt den Mund in die Vokalstellung und perkutiert die Wange, wobei der Mundton hörbar wird, oder man bringt eine Reihe angeschlagener Stimmgabeln nach einander vor die Mundöffnung; derjenige Ton, welcher dem Mundton entspricht, wird durch Resonanz verstärkt. Die Höhe der so gefundenen Töne ist ziemlich unsicher, nämlich:

für den Vokal	U	O	A	Ä	E	I	Ö	Ü
nach Helmholtz (Stimmgabelmethode)	f	b^1	b^2	d^2, g^3	f^1, b^3	f, d^4	f^4, cis^3	f, g^3
„ König (desgl.)	b	b^1	b^2		b^3	b^4		
„ Auerbach (Perkussionsmethode)	f^1	a^2	f^2—b^2	e^2—d^2	g^1—a^1	f^1	gis^1—a^1	e^1—f^1.

Genauere Entscheidung über das Wesen der lauten Vokale hat man durch Heraushören der Partialtöne mit Resonatoren (**65**) zu gewinnen gesucht (Helmholtz, Auerbach). Erfolgreicher war die Herstellung von Vokalkurven mittels verschiedener phonautographischer Methoden und die Analyse derselben (**66**).

Um den Vokalschwingungen treu zu folgen, muß der Phonautograph frei von Eigenschwingungen durch träge Massen sein (**54**, **66**). Ein solcher Apparat ist der Hensen'sche Sprachzeichner (benutzt von Pipping), dessen sehr kleine Membran nach dem Prinzip des Trommelfells eingerichtet ist (Kap. VII), aber nur mikroskopisch kleine Kurven liefert. Große und sehr genaue Kurven erhielt man durch stark ge-

dämpfte Glimmermembranen, deren Schwingungen durch einen von einem mitschwingenden Spiegelchen reflektierten Lichtstrahl aufgezeichnet wurden (Hermann). Endlich liefert der Edison'sche Phonograph, dessen Hauptteile in Fig. 95 und 96 schematisch dargestellt sind*), auf seinem Zylinder Furchen, deren Längsschnitt eine, wie das Abhören erweist, ungemein treue Kurve der Sprachlaute ist. Um diese glyphische Kurve in gewöhnliche Form zu bringen, kann man aus den Breiten der Furche die Tiefen berechnen, und dieselben zu Ordinaten der zu konstruierenden Kurve nehmen (Boeke). Direkter erhält man die Kurve, indem man das Köpfchen L (Fig. 96), wie beim Abhören, in der Furche laufen läßt, aber bei sehr langsamer Zylinderdrehung, wobei L durch ein vergrößerndes Hebelsystem ein Spiegelchen in Winkelbewegung versetzt, welches den photographierenden Lichtstrahl (s. oben) reflektiert (Hermann).

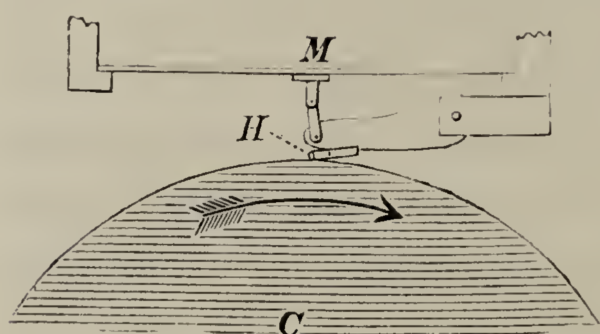


Fig. 95.

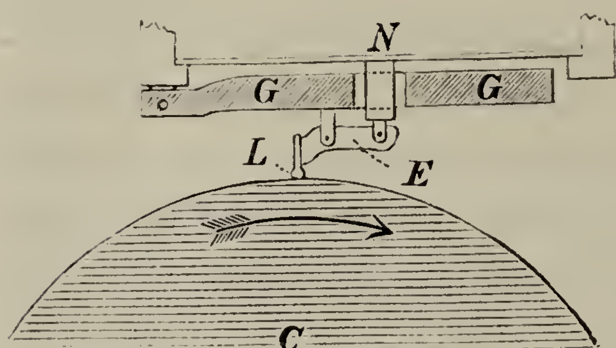


Fig. 96.

Fig. 97 stellt eine Anzahl so hergestellter Kurven der Hauptvokale, zum Teil auf verschiedene Noten gesungen, dar.

Die Untersuchung dieser Kurven (Hermann) hat ergeben, daß jeder Vokal durch einen bestimmten Mundton, den Formanten, charakterisiert ist, welcher von der Stimmnote unabhängig ist, und nicht etwa einen harmonischen Oberton des Stimmklanges darstellt, vielmehr meist zu demselben unharmonisch ist. Er variiert etwas nach Person und Nationalität. Man muß annehmen, daß der Mundresonator in jeder Periode des Stimmklanges einmal auf kurze Zeit vom Exspirationsstrom angeblasen wird (Hermann).

Die Formantschwingungen sind in den Kurven direkt als Zacken bemerkbar, deren auf die Periode fallende Anzahl natürlich um so kleiner ist, je höher die Note, (vgl. die Kurven für A). Zur Charakteristik des Vokals scheint auch wesentlich zu sein, ein wie großer Teil der Periode von den Formantschwingungen ausgefüllt ist, und wie stark dieselben ausgeprägt sind.

Die Fourier-Analyse der Kurven (**66**), welche jede Kurve willkürlich in harmonische Schwingungen zerlegt, kann die Formanten nur als Verstärkung gewisser

*) C ist der mit konstanter Geschwindigkeit rotierende Zylinder (aus einer schabbaren harten Maße), M die dünne Glasmembran, gegen welche gesprochen wird, H ein mit ihr verbundenes Hohlmesser, welches eine Furche von oszillierender Tiefe und Breite eingräbt. Die Furche verläuft schraubenförmig, indem die Fassung von M mittels eines Schraubenganges der Zylinderaxe, sich letzterer parallel verschiebt. Zum Abhören dient das in gleicher Weise die Furche ablaufende Köpfchen L, welches mittels des Hebels E, der durch das Gewicht G beschwert ist, die Glasmembran N in die der Eingrabung entsprechenden Schwingungen versetzt. — Ein analoger Apparat, das Grammophon, läßt die angesprochene Membran direkt ihre Schwingungskurve zeichnen; indessen kann auf denselben hier nicht näher eingegangen werden.

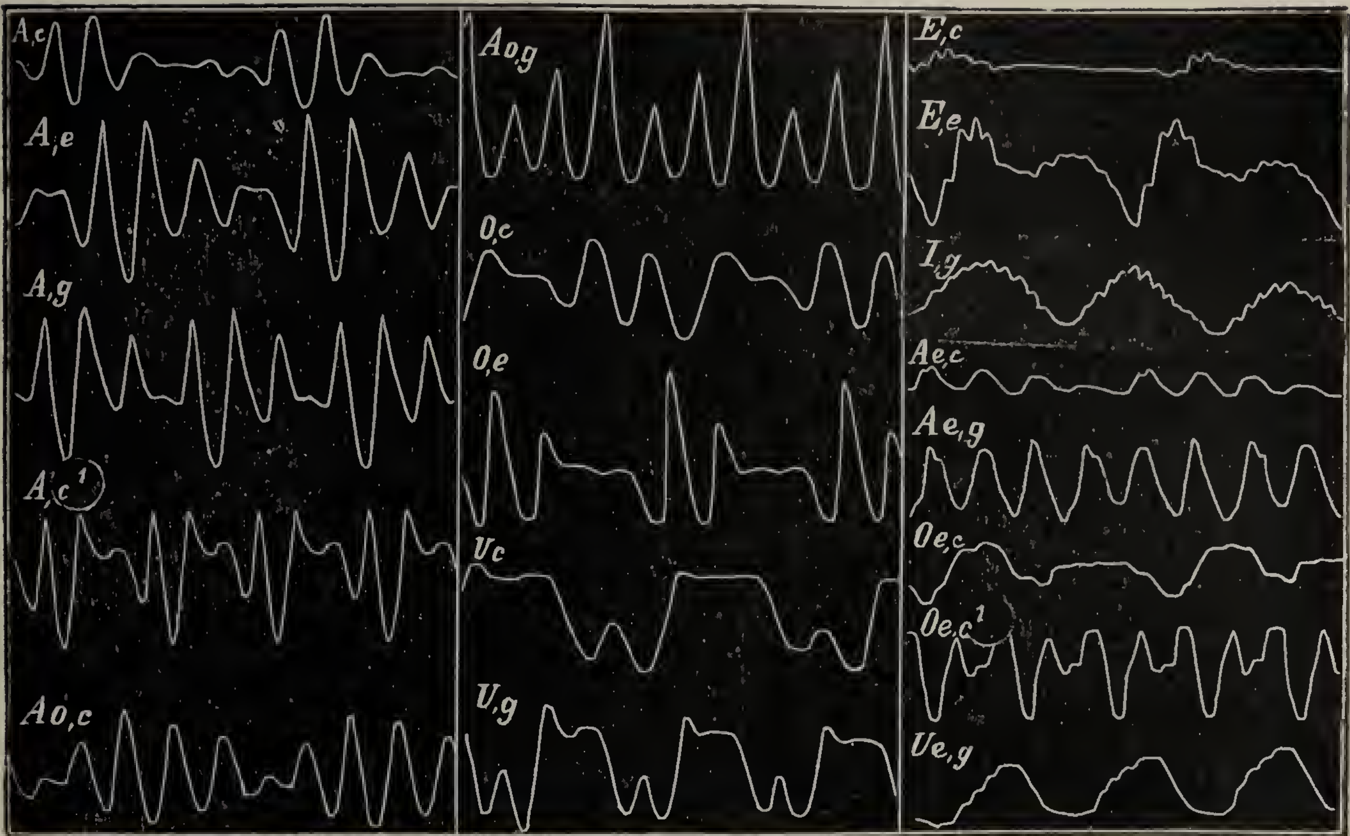


Fig. 97.

Partialtöne erkennen lassen. Diese Verstärkung fällt nun in der Tat bei verschiedenen Noten desselben Vokals immer auf dieselbe absolute Höhe (für A auf die Gegend von f^2—gis^2), also auf um so niedrigere Ordnungszahl, je höher die Note (Hermann, Pipping). Dies zeigt die folgende Tabelle (nach Hermann) für den Vokal A auf die Noten G bis d gesungen, in Prozenten der Gesamtamplitude*): (die Amplituden der stärksten Partialtöne sind fett gedruckt). Der Grundton ist meist sehr schwach.

Note	Ordnungszahl der Partialschwingungen									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
G	.	.	.	.	.	12 d^2	37 $<f^2$	**42** **g^2**	11 a^2	12 h^2
A	.	.	.	.	13 cis^2	30 e^2	**33** **$<g^2$**	10 a^2	9 h^2	8 cis^3
H . :	5 H	.	9 fis^1	22 h^1	37 dis^2	**45** **fis^2**	10 $<a^2$	15 h^2	.	.
c	11 c	.	.	19 c^2	**54** **e^2**	38 g^2	16 $<ais^2$	9 c^3	10 d^3	.
d	.	.	.	29 d^2	**52** **fis^2**	8 a^2	18 $<c^3$	.	16 e^3	.
e	.	.	13 h^1	**55** **e^2**	28 gis^2	24 h^2	7 $<d^3$	.	.	.
fis	.	.	30 cis^2	**61** **fis^2**	7 ais^2	11 cis^3	11 $<e^3$	.	.	.
g	11 g	.	39 d^2	**55** **g^2**	21 h^2	11 d^3	8 $<f^3$	.	.	.

*) Kleinere Amplituden als $5\,^0/_0$ sind weggelassen. Daß die Quersumme meist $>$ 100 ist, ist leicht begreiflich, da bei der Zusammensetzung von Schwingungen (**66**) die Amplitude der resultierenden Schwingungen kleiner ist als die Summe der Einzelamplituden. Aus Amplituden und Schwingungszahlen sind die Intensitäten und deren Verhältnis leicht zu berechnen (**57**, am Schluß).

Note	Ordnungszahl der Partialschwingungungen 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
a	.	.	**71** e^2	18 a^2	18 cis^3	9 e^3	.	.	.	.
h	.	.	**74** **fis^2**	17 h^2	13 dis^3	.	.	.	.	.
c^1	.	41 c^2	**54** **g^2**	40 c^3	11 e^3	.	.	.	.	.
d^1	.	**71** **d^2**	31 a^2	26 d^3	.	.	.	.	.	.

Früher herrschte die Ansicht (Helmholtz), daß der Mundresonator nicht selbstständig angeblasen wird, sondern nur die ihm am nächsten liegenden Partialtöne des Stimmklanges verstärkt. Diese noch neuerdings (Pipping u. A.) vertretene Theorie wird, abgesehen vom Anblick der Kurven und von den synthetischen Versuchen (s. unten), dadurch widerlegt, daß bei dem von einem Bassisten gesungenen Vokal I die Verstärkung den 20. bis 30. Partialton betreffen würde, während Partialtöne so hoher Ordnungszahl in der Stimme gar nicht vorhanden sind.

Manche Vokale haben zwei Mundtöne von verschiedener Höhe (Helmholtz, vgl. S. 205), vermutlich durch Anblasen engerer und weiterer Abschnitte des Mundkanals; dies bestätigen auch die Analysen.

Die Lage der Formanten, welche mit den direkt gefundenen Mundtonlagen (S. 205) leidlich übereinstimmt, ist für lange Vokale folgende:

	nach Hermann (bei zwei Formanten der stärkere gesperrt)	nach Pipping („Verstärkungsgebiete")
für U	e r s t e r T e i l der 1. und der 2. O k t a v e	bei d^1 bis f^1
„ O	e r s t e r T e i l d e r 2. O k t.	„ g^1
„ Ao	e r s t e r T e i l d e r 2. O k t., e t w a s h ö h e r	„ e^1 und dis^3
„ A	M i t t e d e r 2. O k t.	„ gis^2 und dis^3
„ Ae	Anfang der 2. und M i t t e d e r 3. O k t.	„ g^2 und fis^3
„ E	Anfang der 2. und E n d e d e r 3. O k t.	„ fis^3 und cis^4
„ Oe	M i t t e d e r 3. O k t., etwas tiefer als bei Ae	„ f^1 und g^3
„ Ue	E n d e d e r 3. O k t.	„ d^1 und c^4
„ I	e r s t e r T e i l d e r 4. O k t.	„ d^1 und cis^4

Bei k u r z e n Vokalen (wie A in Ann) liegen die Formanten etwas tiefer (Hermann).

Bestätigt wird die entscheidende Bedeutung fester Mundtöne für die Vokale durch folgenden Versuch: Läßt man den Phonographen bei der Reproduktion $1^1/_2$ mal schneller oder langsamer rotieren als bei der Eingrabung, so werden alle auf dem Zylinder fixierten Klänge um eine Quinte erhöht, resp. vertieft. Dabei ändert sich die Klangfarbe von Instrumenten (Geige u. a.) nicht, weil sie nur vom V e r h ä l t n i s der Partialtöne abhängt und diese alle um eine Quinte verschoben werden.

Vokale dagegen ändern sich vollständig, weil die Veränderung des Formanten um eine Quinte einen ganz anderen Vokal hervorbringt (HERMANN; frühere analoge Versuche an älteren Phonographen hatten zweifelhafte Ergebnisse).

Auch synthetische Versuche haben die neuere Vokaltheorie bestätigt.

Zunächst kann man die Treue der Vokalkurven dadurch prüfen, daß man sie, in Blech ausgeschnitten, mittels der KÖNIG'schen Wellensirene anbläst (Kap. VII). Dabei hört man in der Tat den Vokal, und zwar auch hier nur bei derjenigen Geschwindigkeit, welche die der Kurvenaufnahme entsprechende Tonhöhe liefert.

Der Verstärkungstheorie entsprechend hat man mit Pfeifen, in deren Klängen man einzelne Partialtöne durch aufgesetzte Resonatoren verstärkte, Vokale nachzuahmen gesucht (HELMHOLTZ), oder reine Töne (durch elektrisch betriebene Stimmgabeln mit Resonanzröhren, die nur ihren Grundton hörbar machen) in dem erforderlich scheinenden Verhältnis zusammengesetzt (HELMHOLTZ). Die Ergebnisse sind wenig überzeugend.

Dagegen erhält man sehr deutliche Vokalklänge, wenn man auf irgend einem Wege einen dem Formanten entsprechenden Ton periodisch in der Amplitude schwanken läßt oder periodisch hervorbringt (WILLIS, HERMANN). Läßt man z. B. mit der HELMHOLTZ'schen Doppelsirene gleichzeitig die Töne fis_2 (711) und gis_2 (800) ertönen, so hat der entstehende Differenzton Fis_2 (89) den Vokalcharakter *A*, weil ein Ton von der Höhe des *A*-Formanten (ca. 750) 89 mal p. sek hervorgebracht wird. Aehnliche Vorgänge kann man auch dadurch produzieren, daß man eine eiserne Scheibe mit regelmäßigen Gruppen von Einschnitten vor der Stirnfläche eines Telephonmagneten rotieren läßt; auf diesem Wege läßt sich auch direkt zeigen, daß es für die Vokalproduktion völlig gleichgültig ist, ob die Anzahl der Formantschwingungen zur Periode in einem harmonischen Verhältnis steht, nach dem Schema Fig. 98 *A*, oder in einem unharmonischen, nach dem Schema Fig. 98 *B*. Endlich ergeben solche Versuche, daß die Höhe des Formanten eines Vokales unbeschadet des Vokalcharakters in größerem Umfang variieren kann, als sie wirklich variiert: z. B. schwankt der Formant von *A* nach der Person zwischen f^2 und gis^2: gute künstliche A-Laute können aber mit Formanten zwischen e^2 und ais^2 produziert werden.

A
B

Fig. 98.

2. Die Konsonanten.

Die Konsonanten, so genannt, weil sie angeblich nur mit Vokalen verbunden ausgesprochen werden können, sind im Gegenteil auch für sich produzierbar, sowohl geflüstert wie mit Stimme. Sie werden von den Mund- und Rachenteilen gebildet und sind zum Teil Geräusche, zum Teil wahre Klänge, welche von den Vokalen prinzipiell nicht zu trennen sind.

Der Mundkanal ist bei der Konsonantbildung an einer Stelle stark verengt oder geschlossen, und nach dem Orte dieses Zustandes unter-

scheidet man: 1. Lippenlaute (Verschlußstelle zwischen beiden Lippen oder zwischen Unterlippe und oberen Schneidezähnen), 2. Zungenlaute (mannigfache Verschlußarten zwischen vorderem Zungenteil und hartem Gaumen oder den Zahnreihen), 3. Gaumenlaute (Verschluß zwischen Zungenwurzel und hartem oder weichem Gaumen).

Viele Konsonanten entstehen in zwei Modifikationen, als „harte" oder „weiche" Laute, z. B. P und B, scharfes und weiches S. Außer der Energie des erzeugenden Vorganges beruht der wesentliche Unterschied darin, daß bei den „weichen" Lauten die Stimme summend (S. 201) mittönt (Brücke). Diese „phonischen" Konsonanten lassen sich daher in der Flüstersprache nur wenig von den harten unterscheiden.

Die ersten brauchbaren Konsonantkurven lieferte der Hensen'sche Sprachzeichner (Wendeler u. A.); vollkommenere Kurven ergab das S. 206 angedeutete Verfahren mittels des Phonographen (Hermann).

Nach der Natur der Laute lassen sich die Konsonanten in folgende Gruppen bringen.

1) Glatte Halbvokale (L, M, N, N nasale).

Sie entstehen, am deutlichsten mit summender Stimme (s. oben), durch Anblasen des Mund- und Nasenrachenraumes, während der Mundkanal an einer der drei oben angeführten Stellen geschlossen ist, vorn bei M, hinten bei N, nasalem N, und mit seitlichen spaltförmigen Oeffnungen bei L. Kurven dieser Laute (Fig. 99) zeigen einen auf die Stimmperiode aufgesetzten deutlichen Formanten, welcher für L bei f^3 — gis^3, für M und N bei h^3 — cis^4 liegt. (Die Formantangaben hier und im Folgenden nach Hermann.)

2) Remittierende Halbvokale (R-Laute).

Dieselben bestehen aus einem Geräusch oder vokalartigen Stimmklang, welcher jedoch durch ein Remittieren oder (bei affektierter Aussprache) völliges Intermittieren der Verschlußstelle einen schnurrenden Charakter hat. Solche Laute lassen sich sowohl mittels des Lippenverschlusses (hier nur ohne Stimme) wie mit verschiedenen Arten des Zungenverschlusses (linguales und gutturales R) hervorbringen; das Lippen-R ist jedoch nur als Kutscherlaut gebräuchlich. Die Periodik des Schnurrens variiert zwischen 20 und 40 p. sek. Das Schnurren ist passiv (Zwaardemaker). Der eigentliche Laut, dessen schwebungsartiges Remittieren die Kurven (Fig. 99) zeigen (zuerst von Wendeler mit dem Sprachzeichner beobachtet), hat meist zwei deutliche Formanten, bei h^2 und bei ais^3 — cis^4.

3) Dauergeräusche (Aspiratae).

Dieselben können aphonisch und phonisch produziert werden und sind im ersteren Falle Reibungsgeräusche, verursacht durch den Durchgang der Luft durch eine verengte Stelle, deren Lage die folgende Uebersicht angibt.

Lage der Verengung:	aphonisch:	phonisch:
am Lippenverschluß, meist in der zweiten oben genannten Form	F (V)	W
die Zungenspitze zwischen die Zahnreihen geschoben	engl. Th (hart) wie in thing	engl. Th (weich) wie in the
die Zungenspitze an den oberen Alveolarfortsatz gelegt, beide Zahnreihen einander genähert, vorn in der Mitte eine enge Lücke durch Aushöhlung der Zungenspitze (vgl. Fig. 102)	S scharf	S weich
die Zungenspitze etwas weiter nach hinten, sonst wie voriges; die Lücke etwas größer (vgl. Fig. 103)	Sch	J französisch
der Zungenteil hinter der Spitze an den Gaumen gelegt, Zähne weniger genähert	vorderes Ch (wie in ich)	J deutsch
die Zungenwurzel dem weichen Gaumen genähert	hinteres Ch (wie in ach)	—
Reibungslaut der offenen Stimmritze	H	—

Die Kurven (Fig. 99) der aphonischen Aspiraten lassen als bloße Geräuschkurven keine Periodizität, sondern nur unregelmäßige Schwingungen erkennen, welche beim hinteren Ch am stärksten sind. Die der phonischen zeigen dieselben Schwingungen, jedoch auf die Stimmperiodik aufgesetzt, ähnlich den Formantschwingungen der Vokale; die unregelmäßigen Frequenzen dieser Schwingungen liegen zwischen b^3 und b^4. Bei den Zischlauten Ss und Sch sind vielleicht noch viel höhere Schwingungen vorhanden, welche in den Kurven aber nicht erkennbar sind. Das vordere Ch (Ich) unterscheidet sich nicht von dem geflüsterten Vokal I.

4. Explosivlaute.

Sie sind von Natur aphonisch und entstehen durch Sprengung des Lippenverschlusses (P), Zungenzahnverschlusses (T) und Zungengaumenverschlusses (K). Die Angabe, daß sie am Silbenschluß (App, Att) durch Herstellung des Verschlusses entstehen, ist irrtümlich: wenn nicht Sprengung folgt, so hört man nur plötzliches Abbrechen des

Vokals. In den Kurven ist die der Sprengung vorangehende Verschlußzeit durch eine schwingungslose Abszissenstrecke zu erkennen, die Sprengung durch eine regellose Geräuschstrecke. Bei P kann eine sichtbare Luftdruckexkursion durch die Sprengung entstehen.

Tönt während der Verschlußzeit summend die Stimme (ein Vorgang, welcher sich von der Bildung eines M oder N wenig*) unterscheidet), so entstehen die phonischen milderen Explosivlaute B, D, G, deren Kurven statt der graden Abszissenstrecke die Stimmperiodik zeigen.

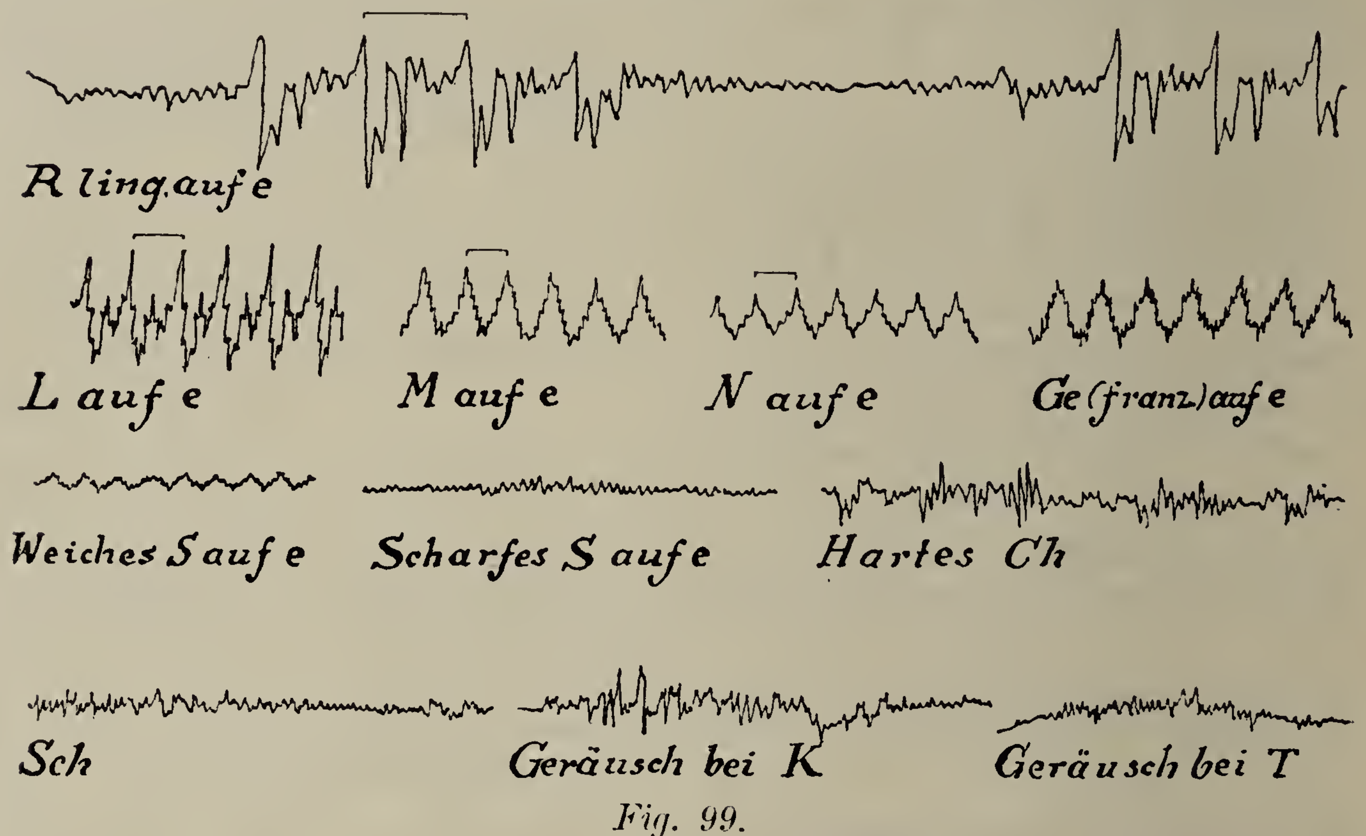
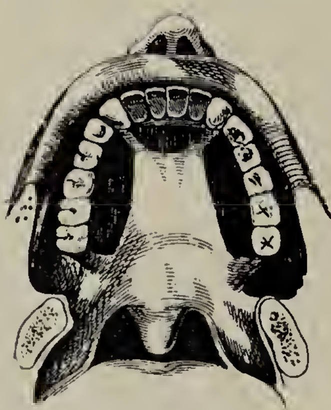
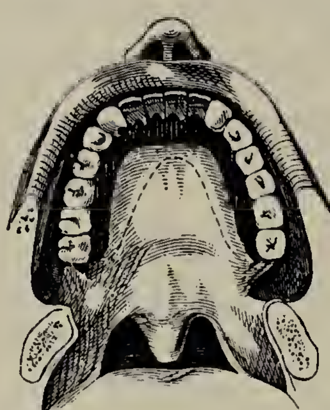


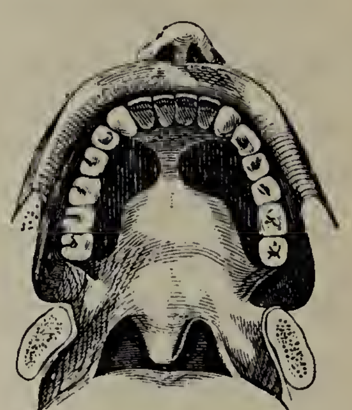
Fig. 99.

Fig. 99 zeigt eine Anzahl Beispiele von Konsonantkurven nach Hermann; bei den phonischen ist die Note des Stimmtons (e) beigefügt, und die Dauer einer Stimmperiode ($^1/_{160}$ sek) durch eine Linie bezeichnet.


L
Fig. 100.


R (T)
Fig. 101.


S
Fig. 102.


Sch
Fig. 103.

Die Konsonantdiphthongen Pf, Ps, Ts (Z), Ks (X) etc. bestehen

*) Die Nase ist aber, abweichend von M und N, hier abgesperrt, so daß Zuklemmen der Nasenlöcher nicht stört; die Laute B, D, G können, weil die Luft überhaupt nicht entweicht, nur kurze Zeit produziert werden.

aus zwei unmittelbar auf einander folgenden Konsonanten, meist einem Explosivlaut mit folgender Aspirata.

Genaueres über die Stellungen der produzierenden Organe ist kaum festgestellt. Das Gaumensegel ist, außer bei den Halbvokalen, gehoben, am stärksten bei den Explosivlauten, namentlich K.

Die Fig. 100—103 (nach Grützner) geben schraffiert die Stellen an, an welchen die Zunge dem Oberkiefer bei den angegebenen Konsonanten anliegt (über das Verfahren s. S. 203). In Fig. 100 sieht man die zwei seitlichen Lücken für *L*, in Fig. 102 und 103 die medianen Lücken für *S* und *Sch*. In Fig. 101 ist die punktierte Linie die vordere Grenze des Anliegens für *T*, die schraffierte Fläche die Anliegestelle des Zungen-R.

3. Das Sprechen.

Während beim artikulierten Gesang die Noten der Silbenvokale durch die Melodie bestimmt sind, erfolgt das gewöhnliche Sprechen auf Stimmnoten, welche wesentlich durch Gewohnheit beherrscht werden und nach dem Akzent wechseln. Bei Kindern pflegen die Sprechnoten zwischen a und c[1] zu liegen (bei Knaben und älteren Kindern etwas tiefer), bei erwachsenen Männern zwischen E und c.

Bei affektiertem Sprechen (Deklamieren) ist die Sprechstimme meist erhöht (Paulsen). In Silben mit langen Vokalen steigt die Vokalnote und sinkt dann wieder (A. E. Meyer). In Silben mit einem Halbvokal am Anfang und Ende, wie Mim, Nim, ist der Anfangslaut um eine Quart oder große Terz tiefer, als der Vokal und der Endlaut (Hermann). Die Konsonanten werden durch angrenzende Vokale oft modifiziert; so besteht z. B. das R in Arri anfangs in einem remittierenden A-Laut (Wendeler), nachher aber tritt das selbständige R auf (Hermann). Ueber die Zeitverhältnisse des Verschlusses bei Explosivlauten u. dgl. läßt sich vieles aus den Kurven oder direkten Messungen der Phonographeneindrücke entnehmen, worauf aber hier nicht eingegangen werden kann. Ueber das Wesen des näselnden Sprechens sind die Angaben noch streitig.

Das Bauchreden ist ein gewöhnliches exspiratorisches Sprechen, jedoch bei stark gehobenem Gaumensegel mit verstrichener Uvula, und mit Fistelstimme (Sommerbrodt). Die Ortstäuschung wird hauptsächlich durch die Geberden des Redners hervorgerufen.

Sprechmaschinen nennt man Vorrichtungen, welche die Sprache durch nachgeahmte Mundteile, die an einen künstlichen Kehlkopf angefügt sind und mittels einer Klaviatur oder dgl. eingestellt werden, nachzuahmen suchen (van Kempelen, Faber).

Die Sprache läßt sich auf elektrischem Wege in die Ferne übertragen, indem man die Sprachschwingungen in elektrische umsetzt. Hierzu dient vor allem das Telephon (**130**), indem die durch die Sprachschwingungen der Eisenplatte hervorgebrachten Induktionsströme durch die Spirale eines zweiten Telephons geleitet werden: das magnetische Feld des zweiten Telephons macht dann die gleichen Oszillationen mit und setzt dessen Eisenmembran in Schwingungen. Diese Uebertragung bleibt auch

dann noch wirksam, wenn die Induktionsströme des ersten Telephons mittels eines Spulenpaares induktiv dem Kreise des zweiten Telephons übermittelt werden. Statt des ersten Telephons kann in diesem Falle auch das Mikrophon verwendet werden, d. h. ein in einen Kettenkreis eingeschalteter lockerer Kohlenkontakt, welcher der Sprache entsprechend seinen Widerstand oszillatorisch ändert, wodurch ebenfalls oszillierende Ströme entstehen. — Läßt man die oszillierenden Ströme auf den Stromkreis einer Bogenlampe induzierend wirken, so macht der Lichtbogen hörbare Oszillationen, welche die Sprache höchst deutlich wiedergeben (sprechende Bogenlampe). — Endlich kann man die Sprache nach Art des Phonographen fixieren und reproduzieren, indem man die vom Mikrophonkreise induzierten Ströme durch einen kleinen Elektromagneten leitet, während derselbe an einem Stahldraht entlangläuft; der Draht wird dann durch die Ströme quer magnetisiert, und zwar wechselt Stärke und Vorzeichen der Magnetisierung entsprechend der Kurve des einwirkenden Schalles; so daß, wenn man den Elektromagneten mit einem Telephon verbindet und nochmals am Drahte entlangführt, man jederzeit das Gesprochene hören kann (POULSEN's Telephonograph).

Die Nerven, welche für die Sprache in Betracht kommen, sind außer denen des Kehlkopfs hauptsächlich Hypoglossus und Facialis. Ueber die zentrale Innervation s. unter Gehirn.

Ueber das Hören der Sprache s. unter Gehörorgan.

Zweiter Abschnitt.

Die Auslösungsorgane (Nervensystem und Sinnesorgane) und die Empfindung.

Fünftes Kapitel.

Allgemeine Physiologie der Nerven.

Geschichtliches. Obwohl die anatomische Verbreitung der Nerven, sowie ihr Ursprung aus Gehirn und Rückenmark, schon den Alten bekannt war, dauerte es doch sehr lange, ehe klare Vorstellungen über ihre Bedeutung sich Bahn brachen. Den Alexandrinern Herophilus und Erasistratus (um 300 v. Chr.) wird die Unterscheidung von Bewegungs- und Empfindungsnerven zugeschrieben, welche Galen experimentell sicherte, indem er die Folgen von Nervendurchschneidungen studierte. Während Erasistratus nur die Bewegungsnerven vom Gehirn, die Empfindungsnerven aber von den Meningen entspringen läßt, weiß Galen, daß sie sämtlich aus dem Zerebrospinalorgan hervorgehen, und zwar läßt er die härteren Bewegungsnerven aus dem Rückenmark, die weicheren Empfindungsnerven aus dem Gehirn, diejenigen von mittleren Eigenschaften aus der Gegend des Kopfmarks entspringen, eine Lehre, welche sich durch das ganze Mittelalter erhielt. Die Natur der Nervenwirkung stellten sich die Einen nach Art der Klingelzüge, Andere nach Art von Saiten, welche Schwingungen fortpflanzen, vor; auch eine Art Molekulartheorie kommt vor, indem N. Robinson (um 1630) in den Nerven eine große Anzahl kleinster Teilchen annimmt, welche sich ihre Schwingung mitteilen. Die Meisten aber sahen das Nervenprinzip als eine mehr oder weniger feine Flüssigkeit oder ein Gas an, welche Fluida im Nerven zirkulieren und durch Unterbindung zurückgehalten werden sollten. Newton stellte sich das Nervenfluidum als einen unwägbaren Aether vor. Die ersten Aeußerungen über elektrische Natur des Nervenprinzips rühren von Hausen (1743) und de Sauvages (1744) her. Haller, welcher die angeführten mechanischen Theorien sorgfältig widerlegt und auch die elektrischen Theorien wegen der mangelnden Isolation der Nerven und wegen der unterbrechenden Wirkung der Unterbindung unwahrscheinlich findet, schließt sich der Annahme einer zirkulierenden Flüssigkeit an.

Die Erkennung der elektrischen Natur des Schlages der Zitterfische durch Walsh (1773), ferner die Entdeckung der tierischen Elektrizität durch Galvani und seine Nachfolger (vgl. S. 155), und die Entdeckung der Gesetzmäßigkeiten der elektrischen Reizung hielten jedoch die Ueberzeugung von der elektrischen Natur der Nervenvorgänge aufrecht. Trotzdem gelang es erst 1843 du Bois-Reymond, eigene galvanische Wirkungen des Nerven nachzuweisen, und durch die Entdeckung der negativen Schwankung des Nervenstroms und die des Elektrotonus die Aufstellung einer elektrischen Theorie anzubahnen.

Die allgemeine Physiologie der Nerven wurde im letzten Jahrhundert durch zahlreiche Entdeckungen gefördert. 1776 entdeckte Cruikshank die Wiedervereinigung durchschnittener Nerven am Menschen, welche Fontana und Michaelis an Tieren bestätigten. Die Degeneration der vom Zentrum abgetrennten Nerven entdeckten Joh. Müller und Steinrück 1838, die Beziehung dieser Degeneration zu den Spinalganglien Waller 1850. Die Gesetzmäßigkeiten der Nervenerregung, besonders der elektrischen, stellten im Anfang des 19. Jahrhunderts namentlich A. v. Humboldt, Ritter und Pfaff fest; du Bois-Reymond (1848) und Pflüger (1859) ordneten sie allgemeinen Gesetzen unter. Die Gesetze der Nervenleitung und das Gesetz der spezifischen Energie wurden zuerst von Joh. Müller (1838) in voller Schärfe formuliert. Im Jahre 1850 führte Helmholtz die erste Messung der nervösen Leitungsgeschwindigkeit aus, welche J. Müller noch 1844 für unmeßbar groß erklärt hatte.

Ueber die Entwickelung der speziellen Nervenphysiologie vgl. Kap. VI.

I. Die Nervenleitung.

Durchschneidung eines Nerven im lebenden Tiere hat stets bestimmte Funktionsstörungen zur Folge; ist es ein Muskelnerv, so bleibt willkürliche Anstrengung den Muskel zu kontrahieren erfolglos, und überhaupt der Muskel in Ruhe, wenn er nicht direkt, oder sein Nerv unterhalb der Schnittstelle gereizt wird; ist es ein Sinnesnerv, so bleiben alle Eindrücke auf das Sinnesorgan fortan ohne Wirkung auf das Bewußtsein.

Man schließt hieraus, daß der Nerv gewisse Vorgänge durch seine Kontinuität fortpflanzt und nennt diese Fortpflanzung Leitung.

1. Die Grundgesetze der Nervenleitung.

Da außer der Durchschneidung auch Unterbindung oder sonstige Zerquetschung, ferner Aetzung, Verbrennung einer Nervenstelle die Leitung unterbricht, so ist unversehrte Kontinuität des Nerven die erste Leitungsbedingung. Bis an die verletzte Stelle findet die Leitung statt, denn verzweigte Nervenfasern (s. unten), denen ein Zweig abgeschnitten wird, leiten noch in den anderen Zweig hinein.

In gemischten Nervenstämmen können die Bewegungsfasern erregt sein, ohne daß zugleich Empfindungen eintreten, und umgekehrt; ferner können im Bereich eines Empfindungsnerven, z. B. des Sehnerven, die feinsten räumlichen Unterscheidungen stattfinden, d. h. einzelne Fasern

tätig sein, während die übrigen ruhen. Hieraus geht hervor, daß die Leitung nie von einer Nervenfaser auf eine andere übergeht, oder daß die neben einander im Nervenstamm verlaufenden Fasern physiologisch von einander isoliert sind. Die Nervenstämme sind also nur gemeinsame anatomische Bahnen von Fasern, und bilden keine physiologischen Einheiten; die Verästelung der Nerven besteht nur in einem Auseinanderweichen der Fasern, ohne Verzweigung der Fasern selbst. Jedoch kommt letztere in den Endorganen (Muskeln etc.) vor, wo keine physiologische Trennung der Fasereffekte mehr nötig ist.

Der Leitungsvorgang in den Nervenfasern wird normal immer von einem ihrer natürlichen Enden aus eingeleitet: bei den Bewegungs- und Absonderungsfasern vom zentralen, bei den Empfindungsfasern vom peripherischen Ende; während der Erfolg der Leitung am anderen Endorgan stattfindet. Man unterscheidet hiernach zentrifugale und zentripetale Nervenfasern. Die Hervorrufung des Leitungsvorganges bezeichnet man kurz als Erregung der Nervenfaser.

Aber auch an jeder Stelle ihres Verlaufes kann eine Nervenfaser durch künstliche Reize erregt werden. Der Erfolg ist dann in jeder Hinsicht der gleiche wie bei der natürlichen Erregung, beim motorischen Nerven also Bewegung, beim sekretorischen Absonderung, beim Empfindungsnerven Empfindung. Letztere ist ferner ihrer Qualität und Lokalisation nach genau dieselbe, als wenn vom natürlichen Reiz im Endorgan ein Leitungsvorgang ausgelöst worden wäre, also beim Sehnerven eine Lichterscheinung im Außenraum, beim Hörnerven Schall, bei einem Hautnerven Empfindung in seinem Endpunkt in der Haut. So erklärt sich leicht, warum Amputierte bei Reizung der Nervenstümpfe noch Schmerzen in dem nicht mehr vorhandenen Gliede haben. Den sonach unabänderlichen Erfolg der Reizung einer Nervenfaser nennt man ihre spezifische Energie.

Die scheinbar naheliegende Annahme, daß die zentrifugalen Nerven nur in zentrifugaler Richtung, die zentripetalen nur zentripetal leiten können, ist in Wirklichkeit überflüssig, und viel verwickelter als die Annahme, daß jede Nervenfaser in beiden Richtungen leitet, aber nur an einem Ende mit einem Organ verbunden ist, in welchem ein Erfolg auftreten kann. Direkt aber wird das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen: 1. durch die bei Reizung in der Mitte nach beiden Richtungen sich erstreckenden galvanischen Erregungswirkungen (du Bois-Reymond; vgl. unten, S. 237); 2. durch den bei Reizung eines Zweiges verästelter motorischer Fasern im ganzen Bereich der Verzwei-

gung auftretenden Erfolg (Kühne, Babuchin); 3. weniger sicher durch Versuche an künstlich vereinigten sensiblen und motorischen Nerven, welche also an beiden Enden Erfolgsorgane haben (hierüber s. S. 235).

Spaltet man einen Frosch-Sartorius an seinem breiten Ende in zwei Zipfel, so treten bei Reizung des einen fibrilläre Zuckungen im andern auf, welche nur von verzweigten Nervenfasern herrühren können, deren Zweige auf beide Zipfel verteilt sind; die motorischen Zweige im gereizten Zipfel leiten also hierbei zentripetal (Kühne). Auf gleiche Weise entstehen bei Reizung einer Abteilung von Muskeln mit Inscriptio tendinea Zuckungen in der anderen Abteilung, indem Nervenfasern schon im gemeinsamen Stamme sich verzweigen (Kühne, Mays). Beim Zitterwelse besitzt das elektrische Organ nur eine einzige, vielfach verzweigte Nervenfaser; reizt man einen Zweig derselben, so entladet sich das ganze Organ (Babuchin).

2. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung.

Die früheren übertriebenen Vorstellungen von der Geschwindigkeit der nervösen Prozesse wurden zuerst erschüttert durch die bei den Zentralorganen zu erwähnenden Fehler, welche die Astronomen bei Bestimmung der Zeit eines Sterndurchganges bemerkten. Die erste Messung geschah 1850 durch Helmholtz an motorischen Froschnerven.

Die Latenzzeit einer indirekt erregten Muskelzuckung (Methoden s. S. 129 f.) ist kürzer bei Reizung einer nahen als bei Reizung einer entfernten Nervenstelle (*a* und *b* Fig. 62, S. 130). Die Zeitdifferenz ist der Differenz der Reizabstände proportional, und ergibt eine Leitungsgeschwindigkeit von im Mittel 27,25 m p. sek (Helmholtz). Derselbe Betrag ergibt sich durch Versuche mit dem Aktionsstrom (Bernstein, vgl. unten S. 237).

An den motorischen Nerven des Menschen lassen sich nach ähnlicher Methode am Arme Messungen mittels eines Dicken-Myographions (S. 130) anstellen, sie ergaben etwa 34 m (Helmholtz & Baxt). Versuche mit dem Aktionsstrom (S. 161) ergaben 36,9—43,4 m (Hermann).

An den sensiblen Nerven des Menschen sind zahlreiche, sehr bedeutend von einander abweichende Messungen mittels der Reaktionszeit (Kap. VI) angestellt worden (Helmholtz und viele Andere). Bei Reizung einer dem Gehirn näheren Nervenstelle tritt die Empfindung und die sie kundgebende Reaktion früher ein, als bei Reizung einer entfernteren; aus der Zeitdifferenz und der Differenz der Nervenlängen berechnen sich Geschwindigkeiten zwischen 26 und mehreren Hundert Meter. Die Methode ist wegen anderer, höchst schwankender Einflüsse auf die Reaktionszeit unbrauchbar. Man darf annehmen, daß die sensiblen Nerven mit derselben Geschwindigkeit leiten wie die motorischen.

Eingeweidenerven scheinen viel langsamer zu leiten; so wird angegeben: für die Schlundfasern des Vagus 8,2, für die Kehlkopffasern desselben 66,7 m (Chauveau). Der marklose Olfaktorius des Hechtes leitet 150 mal langsamer als Froschnerven (Nicolai). Die Nerven des Hummers haben eine Leitungsgeschwindigkeit von 6—12 m je nach der Jahreszeit (Fredericq & Vandevelde), Kephalopodennerven 0,4—1 m (v. Uexküll).

Die Leitungsgeschwindigkeit zeigt sich sehr abhängig von der Temperatur: durch Kälte wird sie außerordentlich verlangsamt (Helmholtz, auch am Menschen nachweisbar, Oehl); sie steigt bei Froschnerven bis 30° (Gotch). Daß stärkere Erregungen schneller geleitet werden (Helmholtz & Baxt, Hirsch, Nicolai), wird bestritten (Lautenbach, Engelmann). Elektrotonus (s. unten) verzögert die Leitung (v. Bezold), wenigstens an der Anode (Rutherford).

II. Die Erregung des Nerven.

1. Elektrische Einwirkungen.

a. Die elektrische Reizung im Allgemeinen.

Die Gesetze der elektrischen Reizung sind hauptsächlich an motorischen Froschnerven studiert, indem man die Erfolge am zugehörigen Muskel beobachtete. Man kennt zwar auch Tätigkeitserscheinungen am Nerven selbst (s. unten bei der Nervenelektrizität), dieselben sind aber für äußerst schwache Erregungen, welche der Muskel mit Leichtigkeit durch eine Zuckung beantwortet, sehr schwer festzustellen.

Im Allgemeinen bleibt das Präparat in Ruhe, wenn konstante Ströme den Nerven durchfließen, während Schließungen und Oeffnungen Zuckung bewirken (Ritter u. A.) und ebenso Induktionsströme, Entladungen von Spannungselektrizität u. dgl. Hieraus läßt sich folgender Grundsatz ableiten (du Bois-Reymond): Nicht die Stromdichte an sich (**108**) wirkt erregend, sondern nur die zeitliche Veränderung derselben. Bei konstanten Strömen wirkt also außer der Schließung und Oeffnung auch plötzliche Verstärkung oder Schwächung erregend.

Die Dichtenänderungen beruhen, da der Querschnitt im allgemeinen sich nicht ändert, wesentlich auf Aenderungen der Stromstärke i. Die Erregung ist also von der Größe di/dt abhängig. Sehr langsame Stromänderungen erregen nicht; man kann daher z. B. die Schließungszuckung vermeiden, wenn man den Strom zunächst jenseits einer gutleitenden Nebenschließung zum Nerven schließt, und nun den Widerstand der Nebenschließung allmählich vergrößert (vgl. **111**); durch den Menschen kann man den Strom einer vielgliedrigen Kette ohne Schließungszuckung senden, wenn man ein Element nach dem andern in den Kreis aufnimmt (Hineinschleichen in den Strom, Ritter). Daß Induktionsströme äußerst wirksame Reize sind, erklärt sich aus

ihrem sehr steilen Verlauf; ebenso daß die Oeffnungsinduktionsströme weit stärker erregen als die Schließungsinduktionen (vgl. **133**). Aeußerst empfindlich sind auch die Präparate gegen Entladungen selbst kleinster Mengen statischer Elektrizität.

Zu genaueren Versuchen über das Erregungsgesetz hat man versucht gradlinige Stromesschwankungen herzustellen, hauptsächlich nach folgendem Verfahren („Ortho-Rheonom" von v. Fleischl): Wird dem homogenen Leiterkreise *acbd* (Fig. 104) bei *a* und *b* ein Strom zugeleitet, so wird die Brücke *cd* nach **112** stromlos, wenn sie senkrecht zu *ab* steht. Rotiert *cd* mit gleichmäßiger Geschwindigkeit, so nimmt die Brücke abwechselnd entgegengesetzte Ströme an, und zwar ist die Veränderung derselben gradlinig, d. h. entspricht der Linie *fghik*, wenn (vgl. **111**) der Widerstand der Brücke *cd* sehr groß ist gegen den des Ringes. Der Nerv muß mittels zweier Schleifkontakte in die Brückenleitung eingeschaltet werden. — Obwohl das Alternieren der Stromrichtung eine störende Komplikation ist, hat der Apparat einige Ergebnisse geliefert. Während der Dauer des Vorgangs *gh* hat di/dt einen konstanten Wert; man sieht aber keine so lange anhaltende Muskelkontraktion, sondern nur eine etwa in den Moment *t* fallende Zuckung, woraus zu schließen ist, daß die Muskelkontraktion kein adäquater Ausdruck der Nervenerregung ist. Der zweite Differentialquotient d^2i/dt^2 ist während der Zeiten *gh*, *hi* etc. = 0, und in den Punkten *g*, *h*, $i = \infty$; da in diesen Punkten Nichts am Präparate eintritt, wäre zu schließen, daß der zweite Differentialquotient ohne Einfluß ist. Auf Modifikationen der Methode (Fuhr, v. Kries) und auf gewisse Bedenken derselben kann hier nicht eingegangen werden.

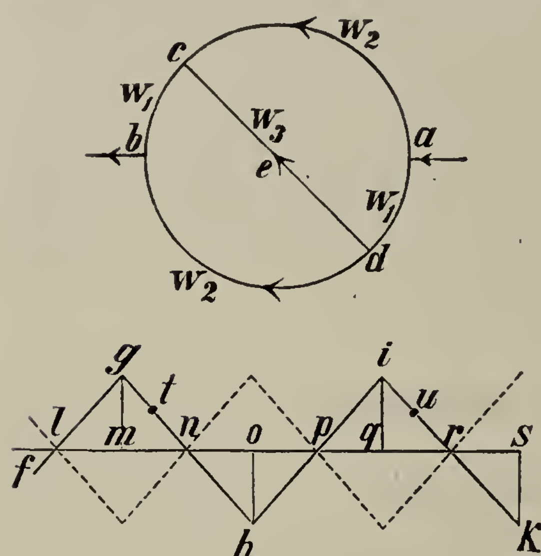


Fig. 104.

An sensiblen Nerven beobachtet man zwar ebenfalls hauptsächlich Erregung durch Stromesschwankungen, aber vielfach auch Dauerempfindungen während konstanter Durchströmung. Es ist noch nicht entschieden, ob letztere von einer erregenden Wirkung auch des konstanten Stromes, oder von Wirkungen auf mit durchströmte Sinnesorgane herrühren, wie beim elektrischen Geschmack (Kap. VII). Ueber die zuweilen vorkommenden scheinbaren Dauererregungen motorischer Nerven sowie andere scheinbare Abweichungen vom du Bois'schen Gesetze s. unten.

b. Die Erregbarkeitsänderungen durch den Strom (Elektrotonus).

Der konstante Strom bewirkt, wenn er eine Nervenstrecke durchfließt, Erregbarkeitsänderungen (Ritter, Nobili, Valentin), deren Grundgesetz folgendes ist (Eckhard, Pflüger): Während der Durchströmung ist die Erregbarkeit in der Gegend der Kathode erhöht (Katelektrotonus), in derjenigen der Anode herabgesetzt

oder annulliert (Anelektrotonus). Die Veränderung ist an den Elektrodenstellen selbst am größten, und nimmt nach beiden Seiten rasch ab, etwa wie es die Kurve *abcd* (Fig. 105) darstellt, deren Ordinaten die Veränderungen bedeuten. In der interpolaren Strecke *AK* gibt es also einen Punkt *i*, in welchem keine Veränderung vorhanden ist (Indifferenzpunkt). Nach der Oeffnung des Stromes verschwindet die Veränderung der Erregbarkeit schnell, nachdem sie für einen Augenblick in ihr Gegenteil umgeschlagen ist.

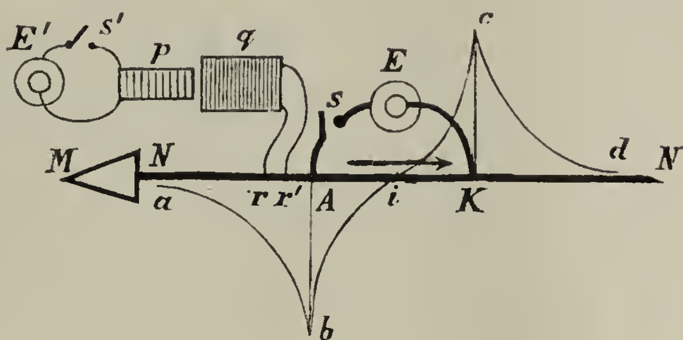


Fig. 105.

Zum Nachweis der elektrotonischen Veränderungen reizt man (vgl. das Schema Fig. 105) den Nerven *NN* immer gleich stark mit einem Induktionsstrom an einer Stelle *rr'*, und schließt hierauf den oberhalb der Reizstelle angebrachten Strom *AEK*. Der Effekt der Reizung auf den Muskel *M* (Zuckung oder Tetanus) ist dann bei aufsteigender Stromrichtung herabgesetzt oder aufgehoben, bei absteigender erhöht. Jedoch muß der Reiz möglichst schwach sein, da bei maximalen Reizen verstärkte Wirkung trotz erhöhter Erregbarkeit nicht eintreten kann, und auch herabgesetzte Erregbarkeit nicht notwendig den Effekt vermindert.

Statt der elektrischen Reizung kann man auch mechanische oder chemische (z. B. durch einen Tropfen Kochsalzlösung) verwenden. Diese Reizarten sind, wenn man den Elektrotonus in der interpolaren Strecke *AK* untersuchen will, die einzig zulässigen, weil bei elektrischer Reizung der Reizstrom und der „polarisierende" Strom sich in einander verzweigen würden. Bei Versuchen dieser Art zeigt sich, daß der Indifferenzpunkt *i* nicht immer in der Mitte der interpolaren Strecke liegt; bei schwachen Strömen ist er nach der Anode hin, bei starken nach der Kathode verschoben (Pflüger). Man kann natürlich die Reizstelle *rr'* auch oberhalb *AK* („suprapolar") anbringen: dann muß aufsteigender Strom den Effekt steigern, absteigender ihn herabsetzen. Man beobachtet aber hier auch im ersteren Falle Herabsetzung, wenn der Strom nicht sehr schwach ist. Der Grund liegt darin, daß die Erregung, um zum Muskel zu gelangen, die anelektrotonische Strecke zu passieren hat, welche jedoch in Folge ihrer herabgesetzten Erregbarkeit auch an Leitungsfähigkeit verliert (Pflüger).

Scheinbare Abweichungen vom Gesetz des Elektrotonus zeigt die Kathodenstelle, welche schon bei mäßigen Stromstärken leicht leitungsunfähig wird, sogar früher als die Anodenstelle (Grünhagen, Hermann). Auch zeigt sich in der Nähe der Kathode oft herabgesetzte statt erhöhte Erregbarkeit (Werigo, Hermann & Tschitschkin); ob primär oder nach voraufgehender Erhöhung, ist nicht entschieden.

An sensiblen Nerven ist die Feststellung der elektrotonischen Erscheinungen bei Tieren nur mittels der Reflexzuckungen möglich, und gibt das erwartete Resultat (Hällstén); d. h. wird ein sensibler Nerv oberhalb einer durchströmten Strecke gereizt, so ist der Reflex verstärkt

bei aufsteigender, und geschwächt oder aufgehoben bei absteigender Stromrichtung. Am Menschen müßten sich entsprechend auch die Empfindungen verhalten, indes existieren noch keine zweifellosen Nachweise.

Am (unversehrten) Menschen stößt überhaupt der Nachweis des Elektrotonus auf Schwierigkeiten, weil man die Elektroden nicht direkt an den Nerven anlegen kann. Bringt man polarisierende und Reizelektroden so auf die Haut, daß möglichst direkte Strömungslinien (**113**) durch den Nerven gehen, so erhält man oft paradoxe Resultate (Erb). Der Grund liegt aber darin (Helmholtz), daß bei dieser Zuleitungsart die Kathode des Nerven beiderseits anodische Strecken, die Anode beiderseits kathodische Strecken hat (vgl. hierüber unten S. 224). Berücksichtigt man dies, so bewährt sich das elektrotonische Gesetz (de Watteville & Waller).

Die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen sind schon im Augenblicke der Schließung des polarisierenden Stromes vorhanden, auch an entfernten extrapolaren Punkten, soweit sie überhaupt noch im Bereich des merklichen Elektrotonus liegen (Hermann mit v. Baranowski & Garrè, Gildemeister & O. Weiss).

c. Das Zuckungsgesetz und das polare Erregungsgesetz.

Die Zuckungen treten nicht jedesmal bei Schließung und Oeffnung, sondern häufig nur in einem der beiden Fälle auf; maßgebend hierfür ist Richtung (Pfaff) und Stärke (Heidenhain) des Stroms; die hier herrschenden Regeln nennt man das Zuckungsgesetz (Pfaff, Nobili u. A.), dessen regelmäßigste Form die folgende ist (Pflüger). (Die Grenzen der angegebenen Intensitätsstufen sind sehr veränderlich.)

Stromintensität	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schließung	Oeffnung	Schließung	Oeffnung
Schwächste	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittlere	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stärkste	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe

Zum Nachweise des Zuckungsgesetzes wird der Strom dem Nerven mittels unpolarisierbarer Elektroden (**120**) zugeleitet und die Stromstärke mittels des Rheochords (**111**) abgestuft. Einige Vervollständigungen des Zuckungsgesetzes werden im folgenden erwähnt werden.

Das Zuckungsgesetz läßt sich auf ein tieferes Gesetz, das sog. polare Erregungsgesetz (Pflüger), zurückführen: Eine Nervenstelle wird nicht schlechtweg durch Entstehen oder Verschwinden eines Stromes, sondern durch Entstehen von Katelektrotonus oder Verschwinden von Anelektrotonus erregt, also, worin zugleich eine Art Erklärung liegt, durch plötzlichen Uebergang in einen erregbareren Zu-

stand. Die Schließungserregung erfolgt also an der Kathode, die Oeffnungserregung an der Anode; von dieser primär erregten Stelle aus pflanzt sie sich durch Leitung längs des Nerven fort. Die Schließungserregung ist an sich die stärkere, vermutlich weil der Entstehungsvorgang von Natur plötzlicher ist. An ganz unversehrten Nerven, namentlich am lebenden Menschen, sind Oeffnungserregungen oft schwierig zu erhalten (Fick u. A.).

Das Zuckungsgesetz ist hiernach leicht zu erklären. Die schwächsten Ströme können nur durch ihre Schließung erregen. Mittelstarke lassen sowohl die von der Kathode als die von der Anode ausgehende Erregung zum Muskel gelangen, geben also stets beide Zuckungen. Bei starken Strömen ist die anelektrotonische Strecke leitungsunfähig (S. 221) und zwar schon im Augenblick der Schließung (S. 222); daher geben aufsteigende Ströme keine Schließungszuckung, denn die an der Kathode entstehende Erregung müßte, um zum Muskel zu gelangen, die Anode passieren. Starke absteigende Ströme geben keine Oeffnungszuckung, weil die von der Anode ausgehende Erregung, um zum Muskel zu gelangen, die Kathode passieren muß, welche jedoch im Momente der Oeffnung leitungsunfähig ist (S. 221).

An sensiblen Nerven ist es natürlich umgekehrt: starke absteigende Ströme können auf das zentrale Endorgan bei der Schließung nicht wirken, starke aufsteigende nicht bei der Oeffnung (durch Reflexe am Frosch nachweisbar, Pflüger).

Bestätigt wird das polare Erregungsgesetz durch das polare Versagen, welches wie am Muskel (S. 142) auch am Nerven auftritt: auch hier machen admortuale Ströme nur Oeffnungs-, abmortuale nur Schließungszuckung (Biedermann; Engelmann & van Loon).

d. Der Einfluß der Streckenlänge und des Durchströmungswinkels.

Um den Einfluß der Länge der durchströmten Strecke auf die Erregung festzustellen, muß man den Einfluß der Länge auf den Widerstand, also auf die Stromdichte, durch naheliegende Maßnahmen ausschalten. Bei gleicher Dichte wächst innerhalb gewisser Grenzen mit der Länge die Erregung (Pfaff, v. Humboldt u. A.) und ebenso der Elektrotonus, woraus sich ersteres erklärt.

Ferner nimmt die erregende Wirkung ab, wenn der Strom nicht longitudinal, sondern schräg durch den Nerven geleitet wird, und wird bei streng transversaler Stromrichtung Null (Galvani), was sich am besten durch Versenken des Nerven in eine durchströmte Flüssigkeit nachweisen läßt (Hermann mit Albrecht & Meyer). Mit zunehmendem Winkel zwischen Faser- und Stromaxe nimmt die Erregung nach unbekanntem Gesetze ab (annähernd wie der Kosinus, du Bois-Reymond, E. Fick). Auch hier verhält sich der Elektrotonus analog: er ist wesentlich an Längsdurchströmung gebunden.

Der Grund, weswegen der Elektrotonus und infolgedessen auch die Erregung von Länge und Winkel abhängt, liegt darin, daß die beiden entgegengesetzten Elektrotoni sich nach Art des Schemas Fig. 107 superponieren. *A* und *K* sind die Anode und Kathode, *abc*, *def* die entsprechenden beiden von Natur symmetrischen Erregbarkeitsänderungen. Erst durch Superposition derselben entsteht die der Fig. 105 entsprechende Kurve *agihf*. Man sieht nun sofort, daß die resultierende Kurve um so niedriger wird, je mehr die Punkte *A* und *K* zusammenrücken, und daß sie Null wird, wenn sie, wie bei transversaler Durchströmung, zusammenfallen. Wo aber kein Elektrotonus entsteht, kann auch keine elektrische Erregung erfolgen. Bei allen Betrachtungen dieser Art muß berücksichtigt werden, ähnlich wie S. 141 f., daß jede Faser für sich eine physiologische Anode und eine Kathode hat.

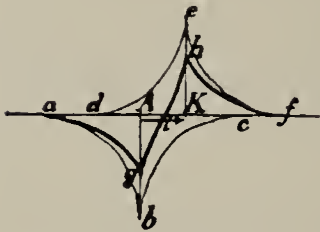


Fig. 107.

Keine Superposition findet statt, wenn man bei Versuchen am lebenden Tiere nur die eine Elektrode an den Nerven legt, die andere an irgend eine Körperstelle (sog. unipolare Stromzuleitung). Der Elektrotonus ist dann nur An- oder nur Katelektrotonus, und zwar symmetrisch nach Art der Einzelkurven von Fig. 107. Jedoch ist hier zu beachten, daß jede Faser irgendwo stets die entgegengesetzte physiologische Elektrode haben muß, wenn auch in weit geringerer Dichte. Zu beiden Seiten des Katelektrotonus findet sich also da, wo die Stromdichte erheblich kleiner ist, Anelektrotonus, und umgekehrt. Das gleiche findet auch bei bipolarer Zuleitung statt, wenn der Nerv in die leitende Körpermasse des Menschen eingebettet ist; so erklären sich die S. 222 angeführten Umstände.

e. Der Einfluß der Durchströmungsdauer.

α. Sehr kurze Ströme.

Einen wesentlichen Einfluß auf die Erregung hat endlich die Dauer des Stromes. Zunächst fällt bei kurzdauernden Strömen die Oeffnungserregung fort; Induktionströme erregen überhaupt nur an ihrer Kathode (Chauveau, Fick u. A.), d. h. durch ihre Entstehung und nicht durch ihr Verschwinden. Offenbar kann das Verschwinden des Anelektrotonus nur dann erregen, wenn dieser Zeit hatte, sich hinreichend zu entwickeln. Bei immer kürzerer Schlußdauer wird aber auch die Schließungserregung (aus ähnlichem Grunde) immer schwächer (Fick, Brücke u. A.), und endlich Null, wenn die Schließung weniger als 0,0015 sek dauert, an auf 0° abgekühlten Nerven schon unter 0,02 sek (Helmholtz & König). An Muschelnerven tritt die Wirkungslosigkeit besonders leicht auf; dieselben erinnern in ihrer trägen Reaktion an die glatten Muskeln (Biedermann).

β. Sehr langdauernde Ströme. Tetanisierende Wirkungen.

Grade umgekehrt entwickelt sich nach sehr langem Geschlossensein die Oeffnungserregung zu ungewöhnlicher Stärke und Dauer. Häufig tritt Tetanus des Muskels auf (RITTER'scher Tetanus, Oeffnungstetanus). Daß derselbe wie jede Oeffnungserregung in der Anodenstrecke seine Ursache hat, läßt sich bei absteigenden Strömen direkt zeigen: schneidet man die anelektrotonische Strecke während der Oeffnung plötzlich ab (im Indifferenzpunkt), so hört der Tetanus sofort auf (PFLÜGER).*)

Schließt man den geöffneten Strom während des Oeffnungstetanus von neuem, so tritt Ruhe ein, schließt man den Strom in entgegengesetzter Richtung, so wird der Tetanus im Gegenteil verstärkt, offenbar weil die in Erregung begriffene Strecke nun in Katelektrotonus, also erhöhte Erregbarkeit, versetzt wird. Nach diesem Prinzip werden überhaupt alle physiologischen Stromwirkungen durch Stromumkehrung verstärkt (VOLTA'sche „Abwechselungen").

Zuweilen bewirkt, scheinbar abweichend von dem Grundgesetz (S. 219), der Strom, namentlich der absteigende, während seiner ganzen Dauer unregelmäßige Zuckungen oder Tetanus (Schließungstetanus) (PFLÜGER, ECKHARD). Wegen dieser Erscheinung das Grundgesetz für unrichtig zu halten und dem konstanten Strom selbst eine erregende Wirkung zuzuschreiben (BIEDERMANN), erscheint schon deswegen wenig berechtigt, weil der Schließungstetanus immer nur an gewissen Präparaten und bei gewissen Stromstärken auftritt. Ferner würde eine Dauererregung des Nerven noch nicht das diskontinuierliche Moment aufklären, welches zur Tetanisierung des Muskels notwendig ist. Viel wahrscheinlicher ist es (GRÜNHAGEN, ENGELMANN), daß der Schließungs- und ebenso der Oeffnungstetanus durch latente Reize, z. B. Vertrocknung des Nerven, bedingt sind, welche für sich zum Tetanisieren nicht genügen, wohl aber wenn die Erregbarkeit zugleich erhöht ist, und zwar in der katelektrotonischen Strecke während der Schließung, in der anelektrotonischen nach der Oeffnung. Hierfür spricht u. a., daß jeder Nerv durch Baden in Salzlösungen in einen Zustand versetzt werden kann, in welchem er sicher Schließungs- und Oeffnungstetanus gibt (MARDZINSKI).

Beide Tetani geben keinen sekundären Tetanus (HERING & FRIEDRICH, MORAT & TOUSSAINT; vgl. S. 163); dagegen sind sie von intermittierenden Aktionsströmen begleitet, welche am Kapillarelektrometer und am Telephon nachweisbar sind (v. FREY).

*) Einen andern Beweis für die lange Erregung der anelektrotonischen Strecke s. unten S. 239.

f. Superposition von Stromesschwankungen auf bestehende Ströme.

Die Frage nach dem Einfluß der absoluten Stromintensität auf die erregende Wirkung von Stromesschwankungen läßt sich auf die Frage zurückzuführen (Pflüger), wie eine Stromesschwankung wirkt, wenn sie auf einen bestehenden elektrotonisierenden Strom dergestalt superponiert wird, daß die polarisierenden Elektroden zugleich als erregende benutzt werden. Der Versuch wird am einfachsten so angestellt, daß ein vom Rheochorddraht ac (Fig. 108) bei ab abgezweigter Strom den Nerven MN in mn durchfließt, in den Stromzweig des Nerven aber die sekundäre Spirale q eines Induktionsapparates eingeschaltet wird, in dessen primärer Spirale p ein Strom geschlossen oder geöffnet wird. Die hier auftretenden Erscheinungen entsprechen durchaus dem Gesetze des Elektrotonus (Hermann): Ist der Induktionsstrom dem polarisierenden gleichgerichtet, so ist die erregende Wirkung des ersteren verstärkt, weil die erregende Kathode (vergl. S. 224) auf den Katelektrotonus des Bestandstromes fällt. Bei entgegengesetzter Richtung beider Ströme ist die Wirkung herabgesetzt, weil die erregende Kathode auf bestehenden Anelektrotonus fällt. Wenn man statt des Induktionsstromes eine plötzliche Verstärkung oder Schwächung des Bestandstromes erregend wirken läßt, so läßt sich erstere wie die Schließung eines gleichsinnigen oder wie die Oeffnung eines entgegengesetzten, letztere wie die Schließung eines entgegengesetzten oder wie die Oeffnung eines gleichsinnigen Stromes betrachten. und wiederum das elektrotonische Gesetz anwenden. So ergibt sich, wie man leicht findet, folgender Satz: Eine Stromesschwankung von gegebener Steilheit wirkt stärker erregend, wenn sie eine Verstärkung eines bereits bestehenden Stromes darstellt, schwächer aber, wenn sie eine Verminderung eines bestehenden Stromes ist.

Fig. 108.

Ist dagegen der Bestandstrom schon sehr stark, so wirken superponierte mäßige Stromesschwankungen überhaupt nicht mehr, wahrscheinlich weil der Elektrotonus schon so stark ist, daß die Schwankungen ihn nicht mehr verändern, also die Grundbedingung der Erregung fehlt (Hermann).

Auf diese Sätze lassen sich eine Anzahl Erscheinungen zurückführen, welche unten (S. 232) anzuführen sind. Man könnte auch daran denken, das polare Versagen (S. 223) darauf zurückzuführen, daß der abterminale Demarkationsstrom des Quer-

schnittes einen Bestandstrom darstellt, welcher bei abmortualen Reizströmen die Oeffnungswirkung, bei admortualen die Schließungswirkung schwächen, die beiden anderen Reizungen verstärken muß. Aber das polare Versagen tritt am Muskel auch ohne Demarkationsstrom auf, wenn das Muskelende nicht abgeschnitten, sondern durch Wasserstarre (Hermann) oder Aether (Locke & Szymanowsky) unerregbar gemacht ist.

g. Die Erregung durch Induktion, Entladungen und Wechselströme.

Daß die Induktionsströme ein sehr wirksames Erregungsmittel sind, ist schon S. 219 f. aus dem Erregungsgesetz erklärt worden, ebenso ist S. 224 ausgeführt, daß sie nur mit ihrem ansteigenden Ast, also wie Schließungen eines Stromes von entsprechender Richtung wirken. Die steileren und höheren (**133**) Oeffnungsinduktionsströme erregen weit stärker als die Schließungsinduktionsströme, wenn nicht auch bei ersteren der primäre Extrastrom zu stande kommen kann (S. 80).

Der Nachweis der Oeffnungs-Selbstinduktion auf physiologischem Wege ist schon erwähnt (**133**); die Wirkungen sind beim Gebrauch des Wagner'schen Hammers äußerst heftig. Wegen der Selbstinduktion der sekundären Spirale ist große Windungszahl derselben nicht immer am günstigsten (Duchenne, Dubois).

Die Schließungs-Selbstinduktion zeigt sich physiologisch am einfachsten darin, daß bei gleicher Stromintensität die Schließungszuckung schwächer ausfällt, wenn eine Drahtspirale im Kreise ist; weil dann die Schwankung weniger steil ist (**133**, *ade* in Fig. 57). Bringt man ferner eine Spirale als Nebenschließung zum Nerven an, und schwächt den Kettenstrom durch Widerstände derart, daß Schließung und Oeffnung des Nervenkreises keine Zuckung bewirkt, so macht Schließung und Oeffnung des Kettenstroms noch Zuckungen durch den Schließungs- und Oeffnungs-Extrastrom. Besteht ferner die Spirale aus zwei Abteilungen, welche man gleich- oder gegensinnig schalten kann, so gibt ein sehr schwacher Kettenstrom bei gleichsinniger Schaltung noch Zuckung, während er sie bei gegensinniger nicht gibt, obgleich der Nervenzweig des Kettenstroms in beiden Fällen gleich ist (Hering).

Für sekundäre Induktionsströme ist der Nerv (mit Muskel) ein äußerst empfindliches Reagens; ein Element genügt um denselben bei einem Rollenabstand von fast 1 m zu tetanisieren. Nur das Telephon reagiert (mit dem hörbaren Geräusch) noch empfindlicher als der Nerv, auch bei gleichem Widerstande des Kreises (Hermann). — Das Telephon ist übrigens andrerseits für den motorischen Nerven der kompendiöseste Induktionsapparat; es erfolgt Zuckung und Tetanus bei Erschütterungen und beim Anrufen, am schwierigsten beim Rufen des Vokals I (du Bois-Reymond).

Eine einzige sekundäre Drahtwindung genügt, statt der sekundären Spule, zur Erregung des Nerven. Da nun die induzierten Kräfte in Elektrolyten genau dieselben sind wie in den Metallen (Hermann), so war zu erwarten, daß auch durch Induktion auf eine nur aus Nerv und Muskel bestehende Windung Zuckung bewirkt werden kann, was sich bestätigt hat (Hermann). Mittels der in Fig. 109 schematisierten Vorrichtung gelingt der Versuch sogar mit Induktion auf den Nerven allein (Gildemeister);

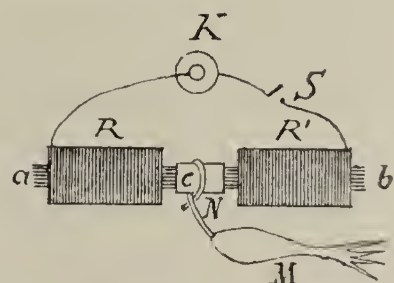


Fig. 109.

ab ist ein Kern aus Eisendrähten, um welchen zwischen den zwei hintereinander durchflossenen induzierenden Spulen *RR'* der Nerv *N* geschlungen ist, isoliert durch eine Paraffinhülle *c*.

Durch sehr starke Induktion (aufgeschobene sekundäre Spirale) können auch bei offenem sekundären Kreise Zuckungen und Tetanus auftreten, die sog. unipolaren Induktionswirkungen (du Bois-Reymond); sie treten am leichtesten auf, wenn eins der offenen Enden mit einem großen Konduktor, z. B. der Erde, verbunden ist, oder wenn beide Enden in Form von Kondensatorplatten einander nahe gegenüberstehen, kurz also wenn die Enden große Kapazität haben. Offenbar wirken die durch Ladung und Entladung entstehenden stromartigen Vorgänge erregend. Das Zuckungsgesetz bewährt sich hier so, als ob ein wirklicher Strom von entsprechender Richtung vorhanden wäre.

Diese Wirkungen bilden bei Reizversuchen am lebenden Tiere (welches einen Konduktor von ziemlicher Kapazität darstellt) eine Quelle von Täuschungen durch Ausbreitung der Reizung auf nicht im Kreise befindliche Nerven, zumal auch bei Schließung des Kreises durch einen Nerven der große Widerstand des letzteren die Schließung so unvollkommen macht, daß noch unipolare Wirkungen möglich sind (du Bois-Reymond). Man verhindert letztere, indem man erstens den Induktionskreis nie offen läßt, sondern die Ströme durch eine gutleitende Nebenschließung (du Bois-Reymond's Schlüssel) vom Nerven abblendet, welche behufs Reizung geöffnet wird, zweitens die dem Erfolgsorgan nähere Elektrode durch die Gas- oder Wasserleitungsröhren mit der Erde verbindet (Engelmann & Place). Am besten vermeidet man überhaupt Nervenreizungen durch starke Induktion.

Dem Wesen nach diesen Effekten verwandt sind die durch Ladung oder Entladung von Kondensatoren (**134**) entstehenden Erregungen. Namentlich bei der Entladung eines Kondensators durch den Nerven sind die Umstände vollkommen übersehbar, so daß man solche Versuche zu quantitativen Feststellungen über Erregungsgesetze hat verwenden wollen. Jedoch sind keine ganz unbestrittenen Ergebnisse zu verzeichnen.

Ist ein Kondensator von der Kapazität c zum Potential p geladen, so ist bei der Entladung (**134**) die Elektrizitätsmenge $= cp$, die Energie $= \frac{1}{2}cp^2$. Diejenigen, welche das du Bois'sche Erregungsgesetz für falsch halten und annehmen, daß es für die Erregung nicht bloß auf die zeitliche Veränderung des Stromes, sondern auf andere Quantitäten (Strommenge, Energie oder dgl.) ankomme, haben untersucht, welcher der obigen Größen die Erregungsgröße proportional ist, indem z. B. bei verschiedenen c jedesmal das zur minimalen Erregung nötige p aufgesucht wurde. Es zeigte sich, daß weder p noch p^2 umgekehrt proportional c ist, d. h. die Erregung weder der Strommenge noch der Energie proportional ist. Nach Hoorweg soll $p = \alpha + \frac{\beta}{c}$ sein, worin α und β Konstanten; nach G. Weiss hat die Zeit t der Einwirkung Einfluß, und es ist die nötige Elektrizitätsmenge $= \alpha + \beta t$.

Der Induktionsapparat mit Wagner'schem Hammer (**131**) und Helmholtz'scher

Einrichtung (**133**) liefert Wechselströme von sehr mäßiger Frequenz. Größere Frequenzen kann man erreichen, wenn man als Hebel des Hammers akustisch schwingende Stimmgabeln oder Stäbe verwendet (Helmholtz, Bernstein), viel größere noch, bis zu Hunderttausenden p. sek durch die elektrischen Oszillationen mittels Kapazität und Selbstinduktion (**134**), freilich diese nur immer für Momente und rasch abnehmend. Die Versuche mit sehr frequenten Wechselströmen haben zum Teil widersprechende Ergebnisse geliefert, auf welche hier nicht eingegangen werden kann; jedenfalls aber ist die erregende Wirkung relativ sehr gering; ob sie mit zunehmender Wechselzahl beständig sinkt, oder zuerst steigt und dann sinkt, ist streitig. Sehr bemerkenswert ist, daß die ungemein frequenten und hochgespannten Tesla-Ströme (**135**) absolut nicht erregen.

Der Nerv kann endlich auch durch Fernwirkung erregt werden, auch abgesehen von der schon erwähnten Induktion auf seine Substanz. So zuckt ein Präparat, wenn in der Nähe ein Funke aus einem geladenen Konduktor gezogen wird, namentlich wenn es zur Erde abgeleitet ist. Bei diesen Versuchen ist die Erregung durch Influenz schwer zu trennen von derjenigen durch Hertz'sche elektrische Wellen, welche sich lichtwellenartig im Raume ausbreiten. In der Nähe von Flaschenfunken zuckt das Präparat, wenn nicht ein metallischer Schirm oder ein Gitter von dem Nerven parallelen Drähten zwischen Funken und Nerv gebracht wird. Auch andere Arten der Fernwirkung sind bekannt (Danilewski u. A.).

Dagegen hat der Magnetismus, abgesehen von der durch ihn bewirkten Induktion, keine Wirkungen auf den Nerven, den Muskel oder andere Organe (Hermann). Die positiven Angaben der Hypnotiker u. dgl. beruhen auf kritikloser Beobachtung. Die tierischen Teile verhalten sich lebend oder tot, feucht oder trocken, diamagnetisch (Faraday, Kohlrausch).

2. Thermische Einwirkungen.

Die Erregbarkeit der Nerven erhält sich von 0° bis gegen 50° (für Froschnerven), bei den 50° nahen Temperaturen aber nur für kurze Zeit; bis 50° kann der Nerv durch Abkühlung die verlorene Erregbarkeit wiedergewinnen; bei 65° stirbt er sofort ab (Rosenthal & Afanasieff). Die früher verbreitete Angabe, daß die Erregbarkeit mit der Temperatur steigt, wird vielfach bestritten.

Bei solchen Versuchen muß dem Umstande, daß die Wärme die Stromstärke durch Widerstandsverminderung steigert, Rechnung getragen werden. Die Nerven kalt gehaltener Frösche zeigen abnorm hohe Erregbarkeit, jedoch kann es sich hier um erhöhte Erregbarkeit der Endorgane handeln (Boruttau). Aber auch direkt abgekühlte Nervenstellen sollen erregbarer sein, oder (Grützner & Efron) vor der Abnahme der Erregbarkeit eine Steigerung zeigen. Das von Einigen behauptete Steigen in der Wärme bezieht sich vielleicht (Gotch & Macdonald) nur auf erleichterte Wirksamkeit sehr flüchtiger Reize.

Temperaturen über 35° bewirken häufig Erregung, Tetanus (Valentin, Eckhard u. A.); jedoch bleibt dieselbe bei reinen Versuchen aus, rührt also wohl von latenten Reizen her, welche erst durch die erhöhte Erregbarkeit zur Wirkung gelangen (S. 225); nur sensible Nerven

werden durch hohe Temperaturen regelmäßig erregt, wie sich durch Reflexe zeigt (GRÜTZNER). Auch Kälte kann erregend wirken: taucht man den Ellbogen in Eiswasser, so entsteht im Verbreitungsgebiet des Ulnaris Schmerz und dann „Einschlafen" und Anästhesie (E. H. WEBER). Ferner bewirkt starker Temperaturwechsel oft Tetanus (v. SOBIERANSKI).

3. Mechanische Einwirkungen.

Plötzliche mechanische Läsionen (Schlag, Quetschung, Zerrung) erregen den Nerven, während allmähliche Drucksteigerung unwirksam ist (FONTANA).

Durch regelmäßiges leichtes Hämmern einer Nervenstelle (mechanischer Tetanomotor, HEIDENHAIN) oder durch den oszillierenden Zug einer schwingenden Stimmgabel (LANGENDORFF) kann man tetanisch reizen. Zu abstufbaren Einzelreizen (besonders verwendbar zu Versuchen über Elektrotonus, S. 221) benutzt man Aufschlagen eines Hämmerchens durch Fall oder federnden Hebel (TIGERSTEDT, HERMANN). Die zur Erregung eines Froschnerven nötige lebendige Kraft liegt unter 0,007 g-m, und ist mehrere hundertmal keiner als die ausgelöste Muskelarbeit (TIGERSTEDT). Auch bloße Erschütterung einer Nervenstelle erregt, wenn der Nerv um ein Stäbchen geschlungen ist, gegen welches geschlagen wird (v. UEXKÜLL).

Allmähliche mechanische Schädigungen verändern nur die Erregbarkeit, und zwar bei mäßigen Graden erhöhend, bei höheren herabsetzend bis zur Unerregbarkeit und Leitungsunfähigkeit. Bei Dehnung ist die Erhöhung der Erregbarkeit leicht nachweisbar (HARLESS u. A.); das Maximum liegt für Froschnerven etwa bei einer Belastung von 20 bis 25 g (TIGERSTEDT). Das sog. Einschlafen der Glieder ist eine durch Druck auf den Nervenstamm bewirkte Verminderung des Tastvermögens. Daß Druck auch die Erregbarkeit erhöhen kann (ZEDERBAUM), wird bestritten (CALUGAREANU). Nachlaß des Druckes oder der Spannung wirkt zuweilen erregend (KÜHNE, v. UEXKÜLL); hierauf beruht vielleicht das Kriebeln eingeschlafener Gliedmaßen beim Nachlaß des Druckes.

Druck (Ligatur) unterbricht die Leitung in sensiblen Fasern leichter, resp. früher als in motorischen (ZEDERBAUM, EFRON, DUCCESCHI), wie sich auch beim „Einschlafen" zeigt. Jedoch existieren auch entgegengesetzte Angaben (LÜDERITZ). Bei mäßiger Kompression des Ischiadikus sind die Reflexe vom betr. Bein auf das andere noch erhalten, aber nicht auf das gleiche (ZEDERBAUM), woraus indes nicht im letzteren Sinne geschlossen werden kann.

Die FONTANA'sche Querbänderung der Nerven, welche bei Dehnung verschwindet, beruht nur auf Zickzackbiegung der nicht gedehnten Fasern und hat keine physiologische Bedeutung.

4. Chemische Einwirkungen.

Vertrocknung des Nerven ist mit heftigen Zuckungen und Tetanus des Muskels verbunden, welche durch Befeuchtung wieder beseitigt werden können (Kölliker); eine Erhöhung der Erregbarkeit geht der Erregung voraus (Harless). Auch konzentrierte Salz- und Harnstofflösungen und konzentriertes Glyzerin erregen durch Wasserentziehen; Auswässern beseitigt häufig die Erregung. Destilliertes Wasser vernichtet langsam die Erregbarkeit; in verdünnter ($^1/_2$ prozentiger) Kochsalzlösung (Kölliker), in Oel, Quecksilber hält sie sich sehr lange. Säuren, Alkalien, Salze der Schwermetalle, Alkohol, Chloroform und viele andere Substanzen vernichten die Erregbarkeit, häufig mit vorangehender Erregbarkeitserhöhung und Erregung (Eckhard, Kühne u. A.). Von Ammoniak ist es streitig, ob letztere eintritt.

Die untere Grenze der Konzentration, bei welcher motorische Nerven durch Alkalisalze gereizt werden, liegt für dasselbe Metall ziemlich bei gleichem Molekulargehalt (Hirschmann). Das Verhalten sensibler Nerven ist streitig, ihre chemische Erregbarkeit scheint geringer, ist aber nachweisbar (Wertheimer), und an verschiedenen Nerven und Nervenstrecken sehr verschieden (Grützner).

5. Die natürliche Nervenerregung

besteht in unverständlichen Einwirkungen der mit den Faserenden verbundenen zentralen und Sinnesapparate (s. die folgenden Kapitel).

6. Quantitative Beziehungen der Nervenerregung.

Am Nerven selbst kann der Erregungsvorgang nur durch die Aktionsströme (S. 237 f.) beobachtet werden, über welche feine quantitative Messungen vorläufig kaum existieren. Die Muskelzuckung aber ist, wie schon erwähnt, durchaus kein adäquates Maß für die anlangende Nervenerregung, so daß viele Fragen sich noch nicht bestimmt beantworten lassen.

So ist es z. B. unentschieden, ob die bei regelmäßig wiederholten Reizungen einer Nervenstelle auftretende Zunahme der Zuckungsgröße (Wundt u. A.) auf der entsprechenden Eigenschaft des Muskels (S. 146) oder zum Teil auf einer analogen des Nerven beruht. Aehnlich verhält es sich mit dem Verhältnis, in welchem die Muskelzuckungen bei zunehmender indirekter Reizstärke zunehmen. Dasselbe ist ganz wie bei direkter Reizung (Hermann, vgl. S. 146), so daß die Beziehung zwischen Nervenerregung und Reizstärke unbekannt ist.

Gleich starke Reizung verschiedener Stellen desselben Nerven hat oft ungleich starke Muskelzuckung zur Folge. Die frühere Annahme, daß

die Erregungswelle beim Ablauf über den Nerven ihre Größe ändert (lawinenartiges Anschwellen nach PFLÜGER), erscheint unnötig, weil sich fast alle Erscheinungen dieser Art auf lokale elektrotonische Erregbarkeitsänderungen zurückführen lassen.

Folgende Erscheinungen gehören hierher: 1. Der motorische Nerv erscheint an seinem oberen, dem Querschnitt näheren Ende erregbarer als weiter unten (PFLÜGER u. A.). Der Grund liegt wahrscheinlich darin, daß der Demarkationsstrom das Querschnittsende in Katelektrotonus versetzt (HERMANN). 2. Am oberen Nervenende wirken absteigende Ströme stärker als aufsteigende, am unteren aufsteigende stärker als absteigende (HERMANN, v. FLEISCHL); ersteres erklärt sich aus der Wirkung des absteigenden Demarkationsstromes als Bestandstrom, nach dem S. 226 erörterten Prinzip; letzteres läßt sich auf den Elektrotonus zurückführen, welchen die Demarkationsströme abgeschnittener Nervenäste am Stamme hervorbringen (GRÜTZNER). In der Tat zeigt der Ischiadikus nur dann Ungleichheiten der Erregbarkeit, wenn entsprechende Demarkationsströme vorhanden sind (O. WEISS); besonders leicht läßt sich die Gleichheit der Erregbarkeit mit mechanischer Reizung (TIGERSTEDT) und an langen astlosen Nerven wie Vagus und Phrenikus der Säuger (O. WEISS; J. MUNK & SCHULTZ) nachweisen. Jedoch zeigt sich die Einwirkung von Chemikalien, Temperaturen u. s. w. an den oberen Nervenstrecken schneller als an den unteren (GRÜTZNER & EFRON), was auf essentielle Verschiedenheit der Streckenbeschaffenheit deuten würde.

Wenn zwei Stellen desselben Nerven gleichzeitig gereizt werden, so langen nicht allein zwei Erregungswellen in kurzem Zeitintervall im Muskel an, sondern es müssen sich auch in der Zwischenstrecke zwei Wellen begegnen, weil die tiefere Erregung auch nach oben geleitet wird. Ob in diesem Falle Interferenzerscheinungen stattfinden (KAISER, v. UEXKÜLL) läßt sich noch nicht genügend übersehen. Sind die Reizungen elektrisch, so liegt jede Erregungsstelle zugleich im Elektrotonus des andern Stromes, worauf sich ein Teil der Erscheinungen zurückführen läßt (SEWALL). Vgl. übrigens auch S. 145.

7. Ermüdbarkeit.

Um zu entscheiden, ob der Nerv durch häufige Reizungen ermüdbar ist, muß man sein Erfolgsorgan vor Ermüdung bewahren, indem man während der Reizungen den Uebergang der Erregung auf den leicht ermüdbaren Muskel hindert („blockiert“) und nachher zur Prüfung des Nerven wiederherstellt. Man findet so, daß der Nerv durch vielstündige Reizungen nicht merklich ermüdet wird (BERNSTEIN, BOWDITCH), selbst wenn Millionen von Reizungen erfolgt sind (TUR). Auch am Nerven selbst läßt sich mittels der Persistenz der negativen Schwankung die Unermüdbarkeit demonstrieren (MASCHEK, EDES).

Geeignete Mittel zu einer Blockierung, welche wieder beseitigt werden kann, sind: galvanische Durchströmung des unteren Nervenendes (BERNSTEIN, vgl. S. 221), Abkühlung desselben (BRODIE & HALLIBURTON), Kurarisierung (man muß dann die Entgiftung abwarten oder die Kurarewirkung durch das antagonistisch wirkende Physostigmin aufheben, DURIG), für den Herzvagus und die sekretorischen Nerven Atropini-

sierung (Szana, Lambert). Auch marklose Nerven sind unermüdbar (Brodie & Halliburton).

III. Die Lebensbedingungen des Nerven.

1. Das Absterben ausgeschnittener Nerven.

Ausgeschnittene Nerven werden allmählich unerregbar und leitungsunfähig, in der Kälte, und anscheinend bei Kaltblütern, relativ langsam. Genauere Angaben sind nicht möglich, weil der Muskel bei indirekter Reizung schon früh versagt (S. 149); vermutlich wegen Absterbens der Nervenenden, da nach galvanischen Versuchen der Nervenstamm zu dieser Zeit noch leistungsfähig ist. Vor dem Absterben findet ein erhebliches Ansteigen der Erregbarkeit statt (Rosenthal). Beides tritt näher dem Zentrum (Valli, Ritter) oder dem Querschnitt (Rosenthal) früher ein als weiter unten. Eine der Totenstarre analoge sichtbare Veränderung ist nicht nachweisbar; die Meinung, daß der Axenzylinder nicht präexistiere, sondern eine postmortale Eiweißgerinnung darstelle, ist nicht erwiesen. Nur am Querschnitt tritt eine degenerative Veränderung (traumatische Degeneration) der verletzten Fasern ein (Schiff), welche jedoch nur bis zum nächsten Ranvier'schen Schnürring geht, d. h. sich auf die verletzte Nervenfaserzelle beschränkt (Engelmann).

Die Ursache des Absterbens nach dem Ausschneiden läßt sich nicht so bestimmt wie beim Muskel ermitteln, weil der Stenson'sche Versuch aus dem oben angegebenen Grunde über das Verhalten des Nervenstammes nichts aussagt. Im Vakuum bleibt der Nerv, wie der Muskel, lange erregbar (Pflüger & Ewald). In O-freien Gasen verschwindet jedoch nach mehreren Stunden die Erregbarkeit, und kehrt in Sauerstoff bald wieder (v. Baeyer). Ein gewisses Sauerstoffbedürfnis ist also vorhanden, vermutlich aber gering; hierauf deutet schon die Gefäßarmut der Nervenstämme, sowie der Umstand, daß beim Stenson'schen Versuch die Sensibilität noch viele Stunden erhalten bleibt (Stefani & Cavazzani).

2. Der Einfluß der Nervenzentra.

Im lebenden Tiere durchschnittene Nerven sterben in ihrem peripherischen Abschnitt ab, unter denselben Veränderungen der Erregbarkeit wie ausgeschnittene (J. Müller & Sticker, Valli, Pfaff u. A.). Gleichzeitig beginnt eine paralytische Degeneration des vom Zentrum abgetrennten Stückes (J. Müller, Steinrück u. A.), und zwar in ganzer Länge jeder abgetrennten Faser; der Axenzylinder schwindet, das Mark wird trübe und körnig, und verschwindet dann ebenfalls, so

daß nur das Neurilemm übrig bleibt, und der Nerv zu einem dünnen grauen Strange wird. Durchschneidet man die sensible Wurzel eines Spinalnerven zwischen Ganglion und Rückenmark, so degeneriert nur der zentrale, am Rückenmark bleibende Stumpf, während der ganze mit dem Ganglion noch verbundene Nerv in seinen sensiblen Fasern unentartet bleibt; für die sensiblen Nervenfasern liegt also das Ernährungszentrum („trophische Zentrum“), von welchem sie nicht getrennt werden dürfen ohne zu degenerieren, nicht im Mark, sondern im Spinalganglion (WALLER).

Das trophische Zentrum ist für alle Nervenfasern identisch mit ihrer genetischen Ursprungszelle (vgl. Kap. XV), und ist bei den höheren Sinnesnerven in das peripherische Sinnesorgan gerückt (über die „Spinalganglien“ der Hirnnerven vgl. Kap. VI). Aehnliche Umstände erklären vielleicht gewisse Ausnahmen vom WALLER'schen Gesetz. So degeneriert in durchschnittenen sensiblen Nerven ein Teil der Fasern im zentralen und nicht im peripherischen Abschnitt, und andrerseits nach Durchschneidung der sensiblen Wurzel ein Teil des peripherischen Abschnitts, während ein entsprechender Teil des zentralen Abschnitts intakt bleibt (FRIEDLÄNDER & F. KRAUSE, JOSEPH). Bei Hunden, Katzen und Affen gilt das WALLER'sche Gesetz in aller Strenge (GABRI, SHERRINGTON). Der Sehnerv degeneriert nach der Durchschneidung in beiden Teilen, freilich schneller in dem vom Spinalganglion abgetrennten, d. h. im zentralen Abschnitt. — Auch eine, freilich langsamere, Degeneration der zentralen Enden durchschnittener motorischer Nerven, welche von den Ursprungszellen ausgehen soll, wird behauptet (BIEDL).

Die genannten Vorgänge verlaufen beim Kaltblüter sehr viel langsamer als beim Warmblüter. Bei letzterem ist die Erhöhung der Erregbarkeit und der Beginn der Degeneration schon in den ersten Tagen merklich, und der Verlust der Erregbarkeit am 4. Tage vollendet (LONGET). Die Degeneration, welche auch innerhalb der Zentralorgane eintritt, sobald Fasern von ihrem trophischen Zentrum getrennt werden, ist ein ausgezeichnetes Mittel, um den anatomischen Verlauf einzelner Nervenfasern festzustellen, indem man sie, durch Durchschneidung an einer zentralen Stelle, gleichsam kennzeichnet (BUDGE & WALLER).

3. Die Regeneration durchschnittener Nerven.

Die beiden Abschnitte eines durchschnittenen Nerven heilen sehr leicht wieder zusammen, mit voller Wiederherstellung des Leitungsvermögens (CRUIKSHANK, FONTANA); ein an zwei Stellen durchschnittener Nerv verheilt nur an der oberen Schnittstelle, d. h. die Verheilung erfolgt nur unter Vermittlung des Zentralorgans (VULPIAN, für junge Tiere bestritten von BETHE). Zwei zentrale Nervenenden verwachsen nicht mit einander (STEFANI).

Die Regeneration tritt auch dann ein, wenn die beiden Nervenstümpfe ziemlich weit auseinanderliegen; jedenfalls kann eine bleibende Trennung eines Nerven nicht sicher durch bloße Durchschneidung, sondern nur durch Exzision (Resektion) eines möglichst langen Stückes erreicht werden. Bei der Regeneration gemischter Nerven kehrt zuerst die Sensibilität, dann der Willenseinfluß, und erst zuletzt die direkte Erregbarkeit des peripherischen Stückes wieder (Schiff, Duchenne, Erb, Ziemssen & Weiss).

Der Modus der Regeneration ist noch streitig; die meisten nehmen jetzt an, daß die Fasern des zentralen Stumpfes in die Röhren des peripherischen hineinwachsen. Daher ist die Regenerationszeit von der Länge des peripherischen Nervenstumpfes abhängig, und beträgt 1 Tag für je 0,3—1 mm Streckenlänge (Vanlair). Wesentliche Funktionsstörungen werden nach der Regeneration nicht beobachtet, die neuen Fasern erreichen also im allgemeinen ihren alten Bestimmungsort. Am schwersten verständlich ist dies am Sympathikus, an welchem die Fasern an den Zellen eingeschalteter Ganglien enden, und doch die Funktion erhalten bleibt (Langley).

Die Wiederherstellung der Funktion, besonders der Empfindlichkeit, erfolgt oft so schnell, daß sie unmöglich auf Regeneration beruhen kann. Vielmehr beruhen solche Fälle wahrscheinlich darauf, daß die Verbreitungsbezirke benachbarter Nerven sich zum Teil überdecken („kollaterale Innervation"), was direkt anatomisch nachgewiesen ist. Daß überhaupt vorübergehende Anästhesie auftritt, wird durch Hemmungswirkungen der Verletzung erklärt (Vanlair). Regenerierte Nerven können nach einer zweiten Durchschneidung abermals regenerieren (Vanlair).

Außer der Wiedervereinigung beider Enden desselben Nerven hat man auch vielfach die Enden heterogener Nerven mit Erfolg vereinigt, zuerst um das doppelsinnige Leitungsvermögen nachzuweisen (S. 218). Letzteres gelang, nach früheren vergeblichen Versuchen (Bidder), am Lingualis (zentrales Ende) und Hypoglossus (peripherisches Ende); der so hergestellte Nerv gibt, wo er auch gereizt wird, Schmerz und Zungenbewegung (Philipeaux & Vulpian). Vereinigt man umgekehrt das zentrale Hypoglossus- mit dem peripherischen Lingualisende, so erhält man durch Reizung des ersteren Speichelabsonderung (Calugareanu & Henri). Weiter sind mit funktionellem Erfolge vereinigt worden: Vagus oder Rekurrens mit Hypoglossus, sowie mit Halssympathikus etc. — Es fehlt aber bei diesen Versuchen nicht an Dunkelheiten. So gewinnt nach Durchschneidung und Degeneration des Hypoglossus der sensible Lingualis motorische Wirkungen auf die Zunge, welche mit der Regeneration des ersteren wieder schwinden (Philipeaux & Vulpian); die Erscheinung fehlt aber, wenn die Chorda tympani durchschnitten und degeneriert ist, ist also den dem Lingualis beigemischten Chordafasern zuzuschreiben (Vulpian). Wesentlich ist die Feststellung, daß Reizung des Lingualis das nach Durchschneidung des Hypoglossus auftretende paralytische Flimmern der Zunge (S. 151) verstärkt (Schiff); diese Verstärkung geht in wirkliche Bewegung („pseudomotorische Wirkung"), ähnlich derjenigen durch Hypoglossusreizung, über, jedoch mit ungewöhnlich langem Latenzstadium (bis 3 sek); sie geht der gefäßerweiternden Wirkung parallel, tritt aber auch bei verschlossenen Arterien (sogar an der ausgeschnittenen Zunge, Morat) ein, so daß ein unbekanntes Moment, vielleicht verstärkte Lymphbildung, das Zwischenglied bildet (Heidenhain). Auch andere gefäß-

erweiternde Nerven (aber nicht alle, Wertheimer) haben nach Durchschneidung der motorischen Nerven ihres Bezirkes pseudomotorische Wirkungen (Rogowicz).

IV. Die am Nerven selbst auftretenden funktionellen Erscheinungen.

Obgleich die Tätigkeit des Nerven hauptsächlich an seinen Erfolgsorganen festgestellt wird, hat man doch auch an ihm selber Veränderungen nachgewiesen, und zwar galvanische und weniger sicher chemische. Mechanische Vorgänge (Bewegung) sind an den Nervenfasern auf Reizung nicht zu sehen. Auch eine Erwärmung konnten die sorgfältigsten thermoelektrischen und bolometrischen Untersuchungen (**114, 129**) nicht konstatieren, selbst wenn der Apparat noch $^{1}/_{5000}{}^{0}$ anzeigte (Helmholtz, Heidenhain, Rolleston u. A.). Die Angabe, daß beim Absterben Erwärmung eintrete (Rolleston), bedarf der Nachprüfung.

1. Galvanische Erscheinungen an den Nerven.

Die galvanischen Erscheinungen am Nerven sind denjenigen des Muskels (S. 155 ff.) in jeder Hinsicht analog, und können daher sehr kurz behandelt werden. Wegen des großen Widerstandes des Nerven sind alle Ströme schwächer als beim Muskel, und daher empfindlichere Vorrichtungen nötig (windungsreichere Galvanometer).

a. Erscheinungen in der Ruhe.

An ruhenden, ausgeschnittenen Nerven verhält sich der künstliche Querschnitt negativ gegen die Längsoberfläche (du Bois-Reymond); die elektromotorische Kraft beträgt 0,02—0,03 Volt. Unsymmetrische Längsschnittspunkte geben schwächere Ströme, nach demselben Gesetz wie am Muskel. Der Strom eines künstlichen Querschnitts (welcher auch kaustisch, thermisch etc. angelegt sein kann) nimmt schnell ab, während neue Querschnitte volle Wirkung zeigen (Engelmann); der Grund liegt in der Begrenzung des Absterbeprozesses an den Ranvierschen Schnürringen (S. 233), und in der Stromlosigkeit der unversehrten Zellen (Hermann). Ganz abgestorbene Nerven sind stromlos. Die natürlichen Enden der Nervenfasern sind tief in andere Gewebe vergraben und können daher nicht untersucht werden; ein Ruhestrom, der ihnen angehörte, ist nirgends nachgewiesen.

Alle Wirkungen ruhender Nerven sind also auf die Negativität verletzter Faserstellen gegen den lebenden Rest zurückzuführen, und daher als Demarkationsströme zu bezeichnen (Hermann).

Bei ungleicher Temperatur verschiedener Nervenstellen zeigen sich dieselben Ströme wie am Muskel (Grützner; vgl. S. 158).

An manchen Nerven zeigen die beiden Querschnitte verschieden starke Negativität gegen den Längsschnitt, und demgemäß gegen einander einen „Axialstrom“ (du Bois-Reymond u. A.). Die Angaben über die Richtung der Axialströme sind großenteils widersprechend. Es scheint, daß sie einfach von der relativen Mächtigkeit des Bindegewebes an beiden Nervenenden herrühren; je größer dieselbe ist, um so schwächer ist der betr. Demarkationsstrom (O. Weiss).

b. Erscheinungen bei der Tätigkeit.

Der Demarkationsstrom zeigt bei tetanischer Erregung des Nerven eine negative Schwankung (du Bois-Reymond), welche unter günstigen Umständen (z. B. Reizung durch Schließung abterminaler Ströme am Querschnittsende, vgl. S. 232) sekundären Tetanus gibt (Hering, Steinach). Für Einzelreize ist die negative Schwankung ebenso durch sekundäre Zuckung (Hering), sicherer aber mit dem Rheotom (S. 158 f.) nachweisbar (Bernstein), wobei sich zeigt, daß der Nervenstrom rascher abnimmt, als er wieder ansteigt, und sich beim Maximum der Schwankung umkehrt. Ohne Zweifel hat auch die tetanische Schwankung eine Kurve wie die ersten Senkungen der Fig. 76 (S. 160) sie andeuten. Die Gesamtdauer einer einzelnen Schwankung wird sehr verschieden angegeben (0,0007 sek Bernstein, 0,005 Hermann, 0,024 Hering). Ist der Demarkationsstrom eines Nervenquerschnitts verschwunden (S. 236), so ist auch die Schwankung Null (Hermann).

Auf sekundäre Zuckung (resp. Tetanus) ist die paradoxe Erscheinung zurückzuführen, daß bei Reizung eines Seitenastes des Ischiadikus die vom Stamm versorgten Muskeln zucken, als ob die Erregung auf dessen Fasern übergegangen wäre („paradoxe Zuckung resp. Tetanus“, du Bois-Reymond).

Die negative Schwankung bewährt sich ebensogut wie die Muskelzuckung als Zeichen der am Nervenende anlangenden Erregung; so ist z. B. ihre Latenzzeit bei entfernter Reizung in r (Fig. 110) größer als bei naher in r', wenn beide Male der Demarkationsstrom in lq abgeleitet wird, und zwar genau um so viel, wie der Leitungszeit in der Nervenstrecke rr' entspricht; ferner nimmt die Schwankung an Größe zu oder ab, wenn die Reizstelle in Kat- oder Anelektrotonus versetzt wird (Bernstein). Bei Reizung des Ischiadikus zeigen nicht allein die hinteren, sondern auch die vorderen Spinalwurzeln negative Schwankung, ein sicherer Beweis, daß die motorischen Fasern auch zentripetal leiten, und ebenso zeigt ein Querschnitt des Stammes negative Schwankung nicht bloß bei Reizung der vorderen, sondern auch bei solcher der hinteren Wurzeln; die sensiblen Fasern leiten also auch zentrifugal; womit das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen ist (du Bois-Reymond, vgl. S. 217).



Fig. 110.

Leitet man den Demarkationsstrom so ab, daß die Längsschnitts-

elektrode einmal der Reizstelle *r* (Fig. 111) näher und einmal entfernter liegt (Ableitung *lq* und *l'q*), so ergibt das Rheotom im ersteren Falle früheren Eintritt der Schwankung als im letzteren, und zwar ist wiederum die Zeitdifferenz etwa gleich der Leitungsdifferenz in der Strecke *ll'*; hieraus ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die negative Schwankung von einer Veränderung an der Längsschnittsstelle des abgeleiteten Stromes herrührt, daß diese durch die Erregung negativer wird, und diese Negativität mit derselben Geschwindigkeit wie die Erregung über den Nerven abläuft (Bernstein).



Fig. 111.

Leitet man von zwei Längsschnittspunkten *ll'* eines Nerven (Fig. 112) so ab, daß kein Ruhestrom vorhanden ist, so gelingt es bei Anwendung des Rheotoms meist nicht, eine Erregungswirkung nachzuweisen. Verzögert man aber die Leitung durch Kälte, so daß die Phasen in *l* und *l'* mehr auseinander gezogen werden, und benutzt man ein Bündel mehrerer Nerven, so ist zwischen *l* und *l'* ein doppelsinniger Aktionsstrom nachweisbar, die erste Phase dem Erregungsablauf gleichläufig, die zweite gegenläufig (Hermann). Unterbindet man den Nerven zwischen *l* und *l'*, so daß die Erregung nicht nach *l'* gelangt, so fällt die zweite Phase fort, und der Versuch reduziert sich auf den obigen Fall des künstlichen Querschnitts: der Aktionsstrom rührt also davon her, daß erregte Stellen sich gegen unerregte der gleichen Faser negativ verhalten, so daß zuerst *l* negativ ist gegen *l'*, und dann umgekehrt; und die negative Schwankung rührt nur daher, daß die Erregungswelle den künstlichen Querschnitt nicht erreicht, weil die negative Substanz desselben an der Erregung nicht Teil nimmt (Hermann). Die Erscheinungen sind mittels der S. 159 angegebenen Methode auch graphisch darstellbar (Boruttau). Neuerdings sind sie auch auf Einzelreize mittels des Kapillarelektrometers bestätigt (Gotch & Burch, Boruttau).

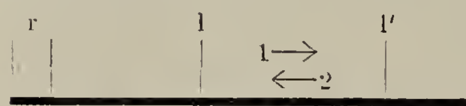


Fig. 112.

Im Tetanus zeigt sich zwischen *l* und *l'* kein Aktionsstrom, weil die Erregungswelle im Nerven kein merkliches Dekrement hat, und daher die abwechselnden Negativitäten beider Stellen sich in ihrer Wirkung auf das Galvanometer aufheben. Kälte verzögert nicht allein die Fortleitung, sondern auch den Ablauf der Erregung an der einzelnen Stelle (den phasischen Aktionsstrom) (Hermann).

Der negativen Schwankung des Demarkationsstromes folgt häufig eine positive Nachschwankung, welche einer der Tätigkeit ent-

gegengesetzten Veränderung des Nerven (vgl. auch S. 172 f.) zugeschrieben wird (Hering, Biedermann, Head).

c. Leitungswiderstand und Polarisation des Nerven.

Der Nerv hat wie der Muskel in der Querrichtung größeren Widerstand als in der Längsrichtung; das Verhältnis ist etwa 5 : 1; die Ungleichheit schwindet, abweichend vom Muskel, erst durch Siedehitze; der spez. Widerstand in der Längsrichtung ist etwa $2^1/_2$ Millionen mal so groß wie der des Quecksilbers (Hermann).

Die Polarisierbarkeit des Nerven (Peltier, du Bois-Reymond) zeigt genau dieselben Erscheinungen, wie die des Muskels, auf welchen daher verwiesen wird (S. 164 f.), namentlich auch dieselben extrapolaren Nachströme (Hermann). Nach kurzen starken Strömen zeigt sich ein dem polarisierenden Strome gleich gerichteter interpolarer Nachstrom (du Bois-Reymond), welcher von der anelektrotonischen Oeffnungserregung herrührt (Hermann), wobei zu beachten ist, daß am Nerven bei starken Strömen fast die ganze interpolare Strecke im Anelektrotonus ist (S. 221).

An Größe, und namentlich an Geschwindigkeit des Entstehens und Vergehens, übertrifft die Polarisation des Nerven diejenige des Muskels bedeutend; sie läßt sich daher durch Wechselströme nicht eliminieren (Hermann). Die Einflüsse der Temperatur u. s. w. sind wie beim Muskel.

In Wasser unter dem Deckglase longitudinal kräftig durchströmte Nerven zeigen an dem der Anode zugewandten Querschnitt einen mächtigen Austritt des Markes aus den Fasern in divergierenden Strahlen (Hermann; vgl. S. 143).

d. Der Elektrotonus.

Wird eine Nervenstrecke von einem konstanten Strome durchflossen, und irgend eine andere Strecke des Nerven mit dem Galvanometer verbunden, so zeigt sich in letzterer ein dem durchgeleiteten (polarisierenden) Strome gleichgerichteter Strom. Falls ein Demarkationsstrom in der abgeleiteten Strecke ist, summieren sich beide Wirkungen algebraisch (du Bois-Reymond).

Diese als Elektrotonus bezeichneten Ströme sind 1. um so stärker, je stärker der polarisierende Strom, 2. je länger, bei gleicher Stromstärke, die durchflossene Strecke, 3. je näher der durchflossenen Strecke die abgeleitete liegt; 4. sie fehlen, wenn der polarisierende Strom quer durch den Nerven geleitet wird; 5. sie fehlen, wenn der Nerv zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke unterbunden oder sonst physiologisch unterbrochen ist; 6. sie fehlen am abgestorbenen Nerven;

7. sie sind auf der Seite der Anode stärker als auf der der Kathode, und nehmen auf ersterer allmählich zu, auf letzterer ab; 8. ihre Größe kann die des Demarkationsstromes um das 25fache und mehr übertreffen (du Bois-Reymond). 9. Durch Kälte wird der Elektrotonus bis zum Verschwinden vermindert (Hermann & v. Gendre).

Bei Tetanisierung eines im Elektrotonus befindlichen Nerven zeigen die elektrotonischen Ströme eine negative Schwankung (Bernstein); außerdem zeigt der polarisierende Strom selbst eine positive Schwankung (Grünhagen, Hermann), von welcher sich nachweisen läßt, daß sie nicht etwa auf Widerstandsabnahme im Nerven beruht.

Die elektrotonischen Ströme sind Zweige des polarisierenden Stromes, welcher durch die Polarisierbarkeit der Nervenfasern gezwungen ist, sich sehr weit längs des Nerven auszubreiten (Hermann). Hiermit steht im Einklange, daß sie auch an entfernten Stellen in unmeßbar kurzer Zeit nach der Stromschließung nachweisbar sind (Hermann & Weiss; vgl. auch S. 222).

Leitet man einem Metalldraht (*OP*, Fig. 113), welcher von einem feuchten Leiter umgeben ist, an einer Strecke *AK* mittels des letzteren einen Strom zu, so zeigt die Oberfläche des ganzen Leiters Ströme, welche dem Gesetz des Elektrotonus folgen; z. B. entsteht in dem ableitenden Bogen *ef* ein gleichgerichteter Strom. Der

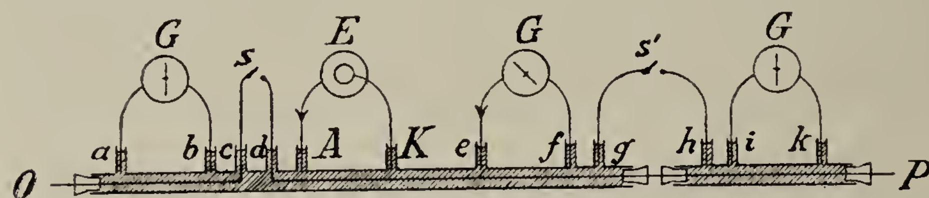


Fig. 113.

Grund liegt in der Polarisation zwischen Hülle und Kern: dieselbe stellt einen so großen Uebergangswiderstand dar, daß die übrigen, von den Längen der Stromfäden abhängigen Widerstände dagegen sehr klein sind, und deshalb der Eintritt des Stromes in den Kern sich auf lange Leiterstrecken fast gleichmäßig ausbreitet. Dies ist, wie die Rechnung ergibt (H. Weber), auch dann der Fall, wenn der Kern nicht besser leitet als die Hülle. Die Erscheinung bleibt aus, wenn der Kerndraht aus amalgamiertem Zink und die Hülle aus Zinklösung besteht (Matteucci, Hermann). Daß nun die Nervenfasern aus zwei konzentrischen Substanzen bestehen, zwischen denen eine Polarisation stattfindet, darauf deutet der relativ große Querwiderstand des Nerven (S. 239). Die Unterbindung verhindert die Ausbreitung des Elektrotonus dadurch, daß sie die konzentrische Anordnung örtlich unterbricht und den Kern zerstört. Auch am künstlichen „Kernleiter“ (Fig. 113) bleibt die Wirkung aus, wenn zwischen durchströmter und abgeleiteter Strecke entweder der Kerndraht (zwischen *c* und *d*) oder die Hülle (zwischen *g* und *h*) keine Kontinuität hat; Schließung des Schlüssels *S*, resp. *S'* stellt die Wirkung in *ab*, resp. *ik* her.

Auch der Muskel besitzt elektrotonische Ströme, welche jedoch viel schwächer sind als die des Nerven (Hermann), höchst wahrscheinlich weil erstens die Polarisier-

barkeit des ersteren geringer ist (S. 239), zweitens die interstitielle Substanz im Muskel im Vergleich zur Faserdicke relativ viel weniger mächtig ist als im Nerven.

Der Umstand, daß der Faserinhalt des durchströmten Nerven in der Anodengegend positiv, in der Kathodengegend negativ polarisiert wird, muß offenbar die Ursache der elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen sein, und das polare Erregungsgesetz (S. 222) läßt sich folgerichtig so ausdrücken, daß eine Nervenstelle durch das Entstehen negativer und durch das Verschwinden positiver Polarisation erregt wird. Der Indifferenzpunkt ist der Grenzpunkt beider Polarisationen.

Da das Verschwinden einer Polarisation durch Schließung zum Kreise beschleunigt wird (**120**), so ist es leicht verständlich, daß die Oeffnungszuckung leichter erreicht wird oder stärker ausfällt, wenn bei der Anordnung Fig. 45, S. 62, die Oeffnung im Hauptkreise aKb, als wenn sie im Nebenkreise aNb stattfindet (Hermann, Grützner). Man hat sogar versucht, die Oeffnungserregung ganz als Schließungserregung durch den Depolarisationsstrom aufzufassen (Tigerstedt, Grützner). Allein es läßt sich durch die S. 165 und 239 angeführten Erscheinungen direkt zeigen, daß die Oeffnungserregung den Gegenstrom lange überdauert und durch ihre eigene Wirkung überkompensiert; sie rührt also direkt vom Schwinden der positiven Polarisation her, welches durch den Gegenstrom begünstigt, aber nicht bedingt wird; in den Fällen von Oeffnungstetanus ist die dauernde Erregung der anelektrotonischen Strecke an der langen Dauer des Aktionsstroms direkt nachweisbar (Hermann).

Der Demarkationsstrom muß sich weithin am Nerven elektrotonisch ausbreiten und die beteiligte Strecke am Querschnitt in Katelektrotonus versetzen (Hermann). Hierdurch erklärt sich einerseits das Verhalten unsymmetrischer Längsschnittpunkte (S. 236), andrerseits die erhöhte Erregbarkeit am Querschnittsende (S. 232).

Ueber die Ursache der im Text angegebenen Wirkungen der Erregung auf den zugeleiteten Strom und den Elektrotonus s. unten S. 245.

2. Chemische Erscheinungen am Nerven.

Die chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz ist wenig bekannt, und wird meist nur aus der Zusammensetzung des Gehirns entnommen, da die dünnen Nerven kein genügendes Material liefern; es muß daher auf die Lehre vom Gehirn verwiesen werden. Die Reaktion des Nerven ist in der Ruhe neutral, und soll wie beim Muskel durch Anstrengung und Absterben sauer werden (Funke), was aber bestritten wird. Sonstige Umsetzungen bei der Nerventätigkeit sind nicht nachgewiesen. Der Stoffverbrauch des Nerven kann, bei dem Mangel nachweisbarer Ermüdung und Wärmebildung, nur sehr gering sein; jedoch deutet das nachweisbare Sauerstoffbedürfnis (S. 233) auf etwas Stoffverbrauch. Es wäre übrigens denkbar, daß bei der Erregung erhebliche Zersetzungen stattfinden, welchen aber eine sofortige Regeneration folgt, so daß definitiver Verbrauch kaum eintritt. Diejenigen Bestandteile des Nerven, welche für seine Funktion ins Spiel

treten, sind wahrscheinlich, noch mehr als die des Muskels, so ungemein unbeständig, daß an eine Darstellung schwerlich zu denken ist.

Es liegt nahe, den chemischen Prozeß bei der Nervenerregung, analog demjenigen im Muskel (S. 172 f.), als eine Spaltung oder Dissimilation aufzufassen, welchem eine restitutive Synthese oder Assimilation gegenübersteht; die erstere macht die Substanz negativer, die letztere vielleicht positiver elektrisch (Hermann, Hering). Es wird sogar angenommen (Biedermann), daß diese Veränderungen auch beim Elektrotonus beteiligt sind, indem erstere in der Umgegend der Kathode, letztere in der Umgegend der Anode vorherrscht. Dieser „physiologische“ Elektrotonus, im Gegensatz zu dem oben erörterten „physikalischen“, soll durch Aetherdämpfe beseitigt werden können, was freilich bestritten wird (Boruttau). Auch die positive Nachschwankung (S. 238) wird als assimilatorische Erscheinung gedeutet.

V. Zur Theorie der Nervenfunktion.

Die älteren Theorien, welche die Nerventätigkeit durch Bewegungen eines Fluidums u. dgl. zu erklären versuchten, können gänzlich übergangen werden. Die Idee, daß die Nerventätigkeit auf Elektrizität beruhe (Hausen 1743), konnte, selbst als der elektrische Telegraph erfunden war, und die in manchen Punkten glückliche Vergleichung des Nervensystems mit einem Telegraphensystem sehr allgemein wurde, zu keiner brauchbaren Theorie entwickelt werden. Gegen jede tiefere Analogie mit dem Telegraphen spricht die Abwesenheit geschlossener Stromkreise, stromgebender batterieartiger Apparate, das Fehlen jeder galvanischen Isolation der Nervenfasern, die Wirkung der Unterbindung, und vor allem die Langsamkeit der nervösen Leitung. Nach Entdeckung des Nervenstroms (du Bois-Reymond 1843) waren neue Handhaben für elektrische Theorien gegeben; besonders wurde eine Zeit lang vermutet, daß regelmäßig angeordnete elektromotorische Moleküle im Nerven, welche man zur Erklärung des Nervenstroms annahm, zugleich durch elektrodynamische Aufeinanderwirkung die Leitung besorgen; jedoch ist weder eine solche Theorie näher entwickelt worden, noch hat sich die Annahme solcher Moleküle überhaupt als notwendig oder zulässig herausgestellt.

Die Nervenleitung wird fast allgemein jetzt so aufgefaßt, daß jeder Faserabschnitt durch den angrenzenden Abschnitt grade so wie durch einen äußeren Reiz erregt wird, also als eine Fortpflanzung der Erregung von Teilchen zu Teilchen. Gegen diese einfache Anschauung wird angeführt, daß eine Nervenstrecke leiten kann, ohne durch äußere Reize mechanisch oder chemisch erregbar zu sein (Schiff u. A.); indessen ist dies durch die sehr wahrscheinliche Annahme erklärbar, daß die Er-

regung durch den Reiz des Nachbarteilchens günstigere Bedingungen findet als die durch äußere Reizmittel, welche letztere ja unter ganz normalen Verhältnissen gar nicht vorkommt. Da ferner erregbarere (z. B. erwärmte) Nervenstrecken die durchgehende Erregung vergrößern (GRÜTZNER u. A.), so muß Leitung auf Erregung beruhen.

Worin nun aber diejenige Veränderung, welche man Erregung nennt, besteht, und wodurch sie dem Nachbarteilchen sich mitteilt, ist unbekannt. Sicher weiß man nur, daß jene Veränderung mit einer Negativität der erregten Stelle innig verbunden ist. Da nun der elektrische Strom zugleich das wirksamste Reizmittel für den Nerven ist, und außerdem die Erregbarkeit mächtig beeinflußt, ist es allerdings höchst wahrscheinlich, daß die Aktionsströme bei der Erregungsleitung die Hauptrolle spielen. Ganz besonders spricht hierfür auch die Erkenntnis der neuesten Zeit, daß in den Zentralorganen und in der Netzhaut die Erregung nicht an die Kontinuität gebunden ist, sondern zwischen benachbarten Gebilden übergeht (vgl. S. 252 und Kap. VII).

Die Erregungsleitung wird vermutlich durch den Umstand vermittelt, daß der Aktionsstrom an einer erregten Nervenstelle so verläuft, daß er die erregte Stelle selbst in Anelektrotonus, ihre nächste Nachbarschaft aber in Katelektrotonus versetzt (HERMANN). Fig. 114 verdeutlicht dies: *KK* sei der Kern, *HHHH* die Hülle einer Nervenfaser und *pqrs* ein erregter Teil des Kerns; dann erzeugen die beiden elektromotorischen Flächen *ps* und *qr* des Aktionsstroms die gezeichneten Strömchen, welche wegen des geringen Widerstandes bei den mikroskopischen Dimensionen als äußerst kräftig anzusehen sind; dieselben bilden für den Kern bei *c*, *c* Kathoden, bei *a*, *a* Anoden, wirken folglich auf die erregte Stelle beruhigend, auf die Nachbarschaft erregend.

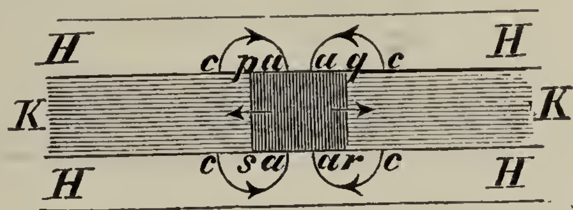


Fig. 114.

Um auf diesen Grundgedanken eine exakte Theorie zu gründen, muß man zunächst sicher sein, daß die Erregungswelle stets mit einer durch den Aktionsstrom bedingten Negativität der Nervenkerne verbunden ist. Hiergegen ist eingewendet worden, daß Nervenstrecken, welche in Folge von Vergiftung oder Abkühlung keine elektromotorische Wirkung zeigen, doch leitungsfähig seien (HERZEN, GOTCH & BURCH); indes sind gegen die Beweiskraft dieser Versuche gewichtige Einwände erhoben (BORUTTAU).

Weiter muß das Erregungsgesetz genau formuliert werden. Die Formulierung $\varepsilon = -a . di/dt$ (vgl. S. 219), worin ε die Erregung, a eine Konstante, und i der in eine Nervenstelle eintretende Strom, schließt das polare Erregungsgesetz in sich ein, indem sie besagt, daß nur Zunahme eines austretenden oder Abnahme eines eintretenden

Stromes erregend wirkt. Sie drückt aber zugleich aus, daß die beiden entgegengesetzten Vorgänge, d. h. Abnahme des Kat- und Zunahme des Anelektrotonus, etwas der Erregung Entgegengesetztes, eine negative Erregung hervorbringen. Obwohl manche Vorgänge in diesem Sinne gedeutet werden könnten, existiert doch ein eigentlicher Nachweis dieses Verhaltens nicht.

Man hat auch die Erregung als einen zeitlich summierbaren Vorgang aufgefaßt, d. h. $\varepsilon = d\eta/dt$ gesetzt, worin η die Erregung zur Zeit t bedeutet (du Bois-Reymond, Hoorweg). Indes führt diese Auffassung in Verbindung mit dem angegebenen Erregungsgesetz zu Folgerungen, welche bekannten Tatsachen widersprechen.

Auch Erregungsgesetze von anderer Form als das hier zugrunde gelegte du Bois-sche sind aufgestellt worden, welche ebenfalls auf Schwierigkeiten stoßen. Manche Beobachtungen, welche dem du Bois'schen Gesetze zu widersprechen scheinen und welche hauptsächlich an die Vorgänge bei äußerst kurzen Stromstößen und bei sehr frequenten Wechselströmen anknüpfen (Einthoven, G. Weiss u. A.), lassen sich darauf zurückführen, daß schon der Nerv einen gewissen Grad von Trägheit besitzt, welcher bei solchen Vorgängen merklich wird, noch viel mehr aber der Muskel, an welchem die Nervenerregung meist ausschließlich bemessen worden ist. Das Nerv-Muskelpräparat als Ganzes verhält sich flüchtigen Einwirkungen gegenüber ganz wie eine träge Masse gegen Stöße (Gildemeister).

Nimmt man das Erregungsgesetz in der obigen Form als wenigstens in erster Annäherung gültig an, so läßt sich eine mathematisch strenge Theorie der Nervenleitung im Sinne des im Texte Gesagten aufstellen (Hermann). Zunächst folgt aus dem Gesetze der Aktionsströme (S. 238), daß in einer durchströmten Nervenstrecke AK (Fig. 115) im Augenblick der Schließung ein Aktionsstrom s entsteht, welcher dem Strom J gegensinnig ist, und bei der Oeffnung ein Aktionsstrom o, welcher J gleichgerichtet ist; beide Ströme sind dJ/dt proportional. Dies ist aber ein Verhalten, welches demjenigen eines mit Selbstinduktion begabten Leiters genau entspricht. Für einen Kernleiter ergibt dieses Verhalten in Verbindung mit der ihm innewohnenden Polarisierbarkeit oder Kapazität (**121**) eine Differentialgleichung, aus welcher eine wellenartige Fortpflanzung einer irgendwo erfolgenden Erregung nach beiden Seiten hervorgeht und zwar mit einer gleichförmigen, von der Erregungsstärke unabhängigen Geschwindigkeit. Auch läßt sich künstlich eine Vorrichtung herstellen, welche diese Fortpflanzung zeigt, und zwar mit Geschwindigkeiten, welche der Größenordnung nach mit derjenigen im Nerven übereinstimmen. Theorie und Versuch ergeben ein Dekrement der Erregungswelle, welches wahrscheinlich auch im Nerven nachweisbar wäre, wenn genügend lange Strecken zur Verfügung ständen.

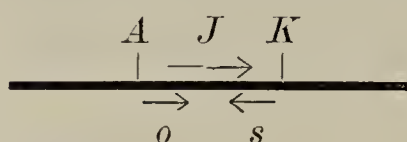


Fig. 115.

Im Anschluß an Versuche, welche auch für gewöhnliche induktionsfreie Kernleiter wellenartige Vorgänge zu ergeben schienen (Hermann & Samways, Boruttau), hat man versucht, die Nervenleitung auch ohne Hereinziehung der Aktionsströme aus der bloßen Ausbreitung der Polarisation zu erklären, da allerdings die Vorgänge bei der Ladung von Drähten und Kabeln unter gewissen Umständen wellenähnlich fortschreitende Maxima aufweisen (Hoorweg, Cremer); indes sind diese „Pseudowellen" mit einem enormen Dekrement verbunden und pflanzen sich mit nicht gleichmäßiger Geschwindigkeit fort. Auf andere Bedenken kann hier nicht eingegangen werden.

Die negative Schwankung der elektrotonischen Ströme und die positive des polarisierenden Stromes durch die Erregung (S. 240) lassen sich auf den Satz zurückführen, daß die Erregung beim Uebergang auf positiv polarisierte Stellen zunimmt, beim Uebergang auf negativ polarisierte abnimmt (Satz vom „polarisatorischen Inkrement“ der Erregung, Hermann). Hieraus würden sich auch die verstärkten Erfolge bei Reizung im Katelektrotonus und die verminderten bei Reizung im Anelektrotonus ohne Annahme von Erregbarkeitsveränderungen ableiten lassen. Obwohl auch eine Reihe anderer Erscheinungen aus diesem Satze sich erklären lassen, ist er doch noch nicht direkt erwiesen. Es könnten auch Einflüsse der Erregung auf die Polarisierbarkeit im Spiele sein; würde dieselbe durch die Erregung vermindert, so würden ebenfalls Abnahme der elektrotonischen Ströme und Zunahme des polarisierenden Stromes die Folge sein.

Daß die Kathodengegend leicht für Erregungen undurchgängig, und sogar unerregbar wird (S. 221), läßt sich daraus erklären (Hermann), daß die durch die Polarisation entstehende Negativität so groß ist, daß eine weitere Zunahme durch Erregung nicht stattfinden kann.

VI. Die verschiedenen Arten von Nervenfasern.

Nach der Lage des Erfolgsorgans und nach dem Erfolge teilt man die Nervenfasern in zentrifugale, zentripetale und interzentrale ein, wobei jedoch die eigentliche Funktion, und wahrscheinlich auch alle anderen Eigenschaften der Faser selbst wahrscheinlich stets die gleichen bleiben. Tatsachen, welche vielleicht auf Verschiedenheiten motorischer und sensibler Fasern deuten, sind S. 220, 230 und 235 erwähnt.

Zentrifugale Fasern.

Von zentrifugalen Fasern sind mit Sicherheit bisher nur motorische, hemmende und sekretorische bekannt. Eine zweifelhafte und streitige Gattung bilden die trophischen Fasern; man hat solche annehmen zu müssen geglaubt, um gewisse Ernährungsstörungen, welche nach Nervenläsionen auftreten, zu erklären. Die Entzündung und Vereiterung des Augapfels, welche nach Durchschneidung des Trigeminus eintritt, ist indes nur dem Wegfall der Sensibilität zuzuschreiben, denn das Auge bleibt beim Kaninchen gesund, wenn man es durch Schutzbrillen oder Vornähung des empfindenden (weil von Zervikalnerven versorgten) Ohres vor Verletzung schützt (Snellen).

Die vorstehende Erklärung der neuroparalytischen Augenentzündung hat man später wieder umzustoßen versucht, weil nach Lähmung des Facialis, trotzdem das Tier jetzt sein Auge nicht mehr durch Lidschluß schützen kann, keine Entzündung eintritt (Samuel), und weil nach partieller Durchschneidung des Trigeminusstammes, sobald die innersten Fasern intakt sind, trotz vollkommener Empfindungslähmung und ohne daß man das Auge künstlich schützt, keine Entzündung eintreten soll; umgekehrt soll das Auge (wenn es nicht geschützt wird) sich sehr leicht entzünden, sobald nur die innersten Fasern verletzt, die übrigen erhalten, das Auge also sensibel ge-

blieben ist (Meissner, Schiff). Doch ist letzteres bestritten und ersteres beweist nicht viel, da das Tier sein Auge auch ohne Lidschluß vor vielen Insulten schützen kann. Gegen besondere trophische Nerven spricht auch, daß das Auge nach Trigeminus-Durchschneidung auf Entzündungsreize genau wie ein normales reagiert (Cohnheim & Senftleben).

Die Mundgeschwüre, welche nach derselben Operation auftreten, rühren von Eindrücken der Zähne in die Schleimhaut her, weil der Unterkiefer wegen der einseitigen Kaumuskellähmung sich schief stellt (Rollett).

Die Atrophie gelähmter Glieder erklärt sich aus der paralytischen Atrophie der Muskeln (S. 150), welche der Trennung der gewöhnlichen motorischen Fasern zuzuschreiben ist. Daß auch Haut, Haare und andere Teile Veränderungen erleiden, würde erst dann zur Annahme besonderer, die Ernährung beherrschender Nerven nötigen, wenn der Einfluß der aufgehobenen Gefäßinnervation und Sensibilität sicher eliminiert wäre. Dasselbe gilt, wenn man zur Erklärung von Hauterkrankungen, welche der Nervenausbreitung folgen, z. B. des Zoster, trophische Nerven annehmen will.

Zentripetale Fasern.

Die zentripetalen Nerven werden als sensible oder sensuelle und als reflektorische bezeichnet, je nachdem man als ihre Hauptfunktion die Erregung von Empfindungen oder von Reflexen betrachtet; wahrscheinlich sind beide Funktionen stets vereinigt.

Interzentrale Fasern.

Als interzentrale Fasern hat vorliegendes Werk zuerst solche Fasern bezeichnet, welche zwischen zwei zentralen Gebilden verlaufen. Infolge der Neuronenlehre (S. 251f.) wäre jede Faser hierher zu rechnen, welche nicht an einem peripherischen Apparate endigt.

Nervenstämme.

Die Nervenstämme enthalten meist Fasern verschiedener Gattung (gemischte Nerven), welche erst in der Nähe ihres Verbreitungsbezirks in rein motorische, rein sensible u. s. w. Aeste sich spalten. Nur bei den kurzen Hirnnerven führen die Nerven großenteils vom Ursprung ab nur Fasern einer Art (rein motorische, rein sensuelle Nerven).

Die Physiologie hat für jede Nervenfaser ihre spezielle Funktion festzustellen, oder mit anderen Worten ihr Erregungs- und ihr Erfolgsorgan zu ermitteln. Diese Aufgabe könnte rein anatomisch durch Präparation oder durch das Hilfsmittel der Degeneration (S. 233 f.) gelöst werden. Meist ist es einfacher, durch Reizung, oder durch den Funk-

tionsausfall nach der Durchschneidung, die Frage zu lösen. Die Ermittelungen dieses Gebietes (die sog. spezielle Nervenphysiologie) werden zweckmäßiger im Zusammenhang mit den Zentral- und den Sinnesorganen dargestellt.

Anhang zum fünften Kapitel.

Die elektrischen Fische.

Eine Anzahl Fische, nämlich hauptsächlich: von Flußfischen der Zitteraal (Gymnotus electricus) und Zitterwels (Malapterurus electricus), von Seefischen der Zitterrochen (Torpedo marmorata und ocellata), schwächer auch gewöhnliche Rochen (Raja clavata, Mormyrus etc.) haben die merkwürdige Eigenschaft, willkürlich und reflektorisch elektrische Schläge durch das Wasser zu senden, welche kräftig genug sind, um als Angriffs- und Verteidigungsmittel zu dienen. Der Ausgangspunkt dieser Schläge ist das elektrische Organ, eine säulenartig geschichtete Folge plattgedrückter Fächer, deren jedes eine sogenannte elektrische Platte enthält, in welcher eine Faser des elektrischen Nerven endet. Die Axe der Säulen ist bei Gymnotus und Malapterurus der Körperaxe parallel, bei Torpedo senkrecht zu derselben und zur Fläche des platten Tieres. Die elektrischen Platten liegen also bei Gymnotus und Malapterurus vertikal, und senkrecht zur Tieraxe, bei Torpedo horizontal und parallel zur Körperfläche. Bei Malapterurus bilden die elektrischen Fächer keine Säulen, sondern greifen wie die Ziegel eines Baues in einander. Die elektrischen Nerven sind bei Gymnotus zahlreiche Spinalnerven, bei Torpedo jederseits ein Trigeminus- und 3 Vagusäste, bei Malapterurus jederseits eine einzige kolossale Nervenfaser spinalen Ursprungs, welche sich vielfach verzweigt.

Der Schlag ist als elektrischer durch elektromagnetische, elektrolytische, induzierende Wirkungen, Funken und Wirkung auf Glühlampen festgestellt (Walsh, Faraday, du Bois-Reymond u. A.), und hat vor Allem starke erregende Wirkung auf tierische Teile. Seine Richtung ist im Fische selbst der Axe des Organs entsprechend: beim Gymnotus tritt der positive Strom am Kopfe, bei Malapterurus am Schwanze, bei Torpedo an der Rückenfläche aus. Hieraus läßt sich ableiten (Pacini, 1852), daß beim Schlage jede Platte eine zu ihrer Ebene senkrechte elektromotorische Kraft gewinnt, und daß letztere von derjenigen Fläche, an welcher die Nervenfaser eintritt, durch die Platte zur anderen Fläche gerichtet ist. (Bei Malapterurus

ist die wahre Eintrittsfläche der scheinbaren gegenüber, da jede Nervenfaser ihre Platte erst durchbohrt, ähnlich wie der Optikus die Retina; sollte diese Beobachtung [M. Schultze] irrtümlich sein, wie mehrfach behauptet wird, so wäre die obige Regel nicht allgemein gültig.) Die Kräfte der Platten summieren sich kettenartig, so daß die Schlagkraft von der Anzahl der Platten in der Säule, also von der Länge der Säulen abhängt —, daher ist sie beim Gymnotus am größten. Die Zahl der Säulen verstärkt den Schlag durch Verminderung des Widerstandes, wie die Parallelschaltung von Elementen. Bemerkenswert ist, daß bei dem in gutleitendem Salzwasser lebenden Torpedo die Schlagkraft, aber auch der Widerstand, gering, bei den Süßwasserfischen beides groß ist, eine offenbar zweckmäßige Anordnung. Die Kraft des Schlages beträgt bei Torpedo bis 31 Volt, d. h. für die einzelne Platte bis 0,08 Volt (Schönlein), bei Malapterurus über 200 Volt und pro Platte 0,048 Volt (Gotch & Burch).

Der Schlag kann außer durch Willen und Reflex auch durch Reizung des elektrischen Nerven (dessen Durchschneidung ihn aufhebt) oder des Organs selbst hervorgerufen werden, verhält sich also analog der Muskelkontraktion. Untersuchung mit dem Kapillarelektrometer oder dem Telephon zeigt, daß der natürliche Schlag nicht einen einfachen, sondern einen oszillierenden Strom darstellt (Marey u. A.); künstliche Einzelreize bewirken jedoch eine einfache Entladung von 0,006 sek Dauer (Schönlein). Das Organ ermüdet leicht.

Beide Organe von Torpedo schlagen stets gleichzeitig (d'Arsonval, Schönlein). Das Intervall der intermittierenden Entladungen beträgt $^1/_{250}$—$^1/_{100}$ sek, in der Kälte mehr, die Dauer $^1/_{500}$—$^1/_{200}$ sek, die Dauer einer Gruppe $^1/_{20}$—$^1/_{10}$ sek und mehr. Veratrin verlangsamt den Abfall der Schlagkurve, was der Wirkung auf Muskel und Nerv analog ist (Garten). Kurare wirkt lähmend. Nach Nervendurchschneidung tritt Degeneration des nervösen Teiles ein, wobei die indirekte und die direkte Erregbarkeit gleichzeitig schwinden (Garten).

Ruheströme des elektrischen Organs sind anscheinend normal nicht vorhanden. Ströme, welche senkrecht zu den Platten durch das elektrische Organ geleitet werden, hinterlassen einen zuerst negativen Nachstrom, welchem, wenn der Strom der Schlagrichtung gleichsinnig („homodrom") ist, ein positiver Nachstrom folgt (du Bois-Reymond). Offenbar rührt wie bei den Nerven ersterer von einer Polarisation der Plattenflächen her; letzterer beruht vermutlich auf der Oeffnungserregung, welche vielleicht bei der heterodromen Stromrichtung fehlt. Gegen heterodrome Ströme ist der Widerstand des Organs scheinbar größer als gegen homodrome (du Bois-Reymond), doch rührt dies nur von der Einmischung der Erregung her (Gotch).

Die Reaktion des elektrischen Organs ist im Leben alkalisch, nach dem Absterben sauer, endlich durch Fäulnis wieder alkalisch (Boll, Weyl u. A.); die Säurebildung beim Absterben wird bestritten (Marcuse).

Der elektrische Schlag ist offenbar eine Art Aktionsstrom der für

diese Wirkung möglichst günstig angeordneten Nervensubstanz. Betrachtet man die Platte als eine enorm verbreiterte Endigung der Nervenfaser, so wäre der Schlag, die Richtigkeit der Pacini'schen Regel vorausgesetzt, erklärlich: man müßte annehmen, daß die Platte an ihrer Sohle eine Substanz hat, auf welche die Erregungswelle nicht oder nur unvollkommen übergeht, die aber doch noch zur Kontinuität der irritablen Substanz gehört (möglicherweise nimmt die Welle beim Ablauf durch die Plattendicke wegen der raschen Zunahme des Querschnitts rapide ab). Die Sohle würde hiernach im Augenblick der Erregung positiv gegen die Eintrittsseite, etwa wie das Faserende ermüdeter Muskeln gegen die Nerveneintrittsgegend (atterminaler Aktionsstrom, S. 162). Die gleichzeitige Erregung aller Platten und die kettenartige Anordnung derselben erklärt die hohe elektromotorische Kraft des Schlages.

Da die elektrischen Organe bei den verschiedenen elektrischen Fischen ganz verschiedene Körperregionen einnehmen, und auch ihre Nerven sehr verschieden entspringen (vgl. oben), so muß angenommen werden, daß sie sich aus einer allgemein verbreiteten Strukturformation entwickelt haben. Am nächsten liegt die Annahme, daß dies der Muskel sei, wofür auch positive anatomische Tatsachen vorliegen (Babuchin, Fritsch). In der Tat könnte man sich vielleicht auch physiologisch das Organ wie einen Muskel vorstellen, von welchem nur die Nerven und deren Endplatten, säulenartig angeordnet, übrig geblieben sind, und die kontraktile Substanz bis auf eine Sohlenschicht an jeder Platte (welche die Erregungswelle vermindert aufnimmt) geschwunden ist.

Da der Körper des Fisches den Schlag ebenfalls und in größter Dichte erhält, der Fisch aber beim Schlag nicht einmal zuckt, so muß eine Immunität dieser Tiere gegen erregende Stromesschwankungen angenommen werden, welche sich auch beim Durchleiten von Induktionsströmen durch das Wasser bestätigt (du Bois-Reymond). Das Wesen dieser Immunität ist aber noch völlig unaufgeklärt.

Sechstes Kapitel.

Die nervösen Zentralorgane mit Einschluß der speziellen Nervenphysiologie.

Geschichtliches. Die Bedeutung des Gehirns als nervöses Zentralorgan und Sitz der seelischen Funktionen war im Altertum keineswegs allgemein bekannt, obwohl einzelne, wie Alkmaeon (im 6. Jahrh. v. Chr.) und Plato, diese Lehre aussprachen, und der Alexandriner Herophilus sie durch die Beziehung des Gehirns zu den Nerven begründete. Versuche mit Exstirpation des Großhirns, und somit die Beweisführung für dessen seelische Bedeutung, wurden erst in den zwanziger Jahren vorigen Jahrhunderts von Desmoulins, Calmeil, Bouillaud und später namentlich von Flourens

ausgeführt, nachdem schon die vergleichend anatomische Betrachtung, besonders durch Blumenbach, Rudolphi und Carus, zu demselben Resultate geführt hatte.

Hinsichtlich des spezielleren Sitzes der Funktionen hatte die Physiologie bis in das 19. Jahrhundert hinein fast nur Irrlehren zu überwinden, namentlich die Gall'sche Schädellehre (1796). Die ersten positiven Tatsachen für eine Lokalisationslehre erbrachte die pathologische Beobachtung der Aphasie durch Bouillaud (1825), Dax Vater (1836) und Sohn (1864) und Broca (1861). Die Grundtatsachen für die experimentelle Ermittelung lieferten Fritsch & Hitzig 1870 durch Reizversuche, denen sich eine große Anzahl von Exstirpationsversuchen und pathologischen Beobachtungen anschlossen. Für die Physiologie der Seelenorgane waren ferner von Bedeutung die Zeitmessungen von Helmholtz (1854), Donders (1866) u. A., und die psychophysischen Ermittelungen von Fechner (1859).

Die spezielle Physiologie der Hirnnerven und ihrer Ursprungsgebiete, sowie des Mittel- und Kleinhirns, basiert auf zahllosen experimentellen Arbeiten, deren Urheber hier nicht einzeln aufgeführt werden können. Im vorigen Jahrhundert sind besonders Magendie, Longet, Flourens, Schiff und Bernard als Bearbeiter dieses Gebietes zu nennen. Die Wichtigkeit der Zentra des Kopfmarks erschloß sich durch die Untersuchungen über das Atmungszentrum von Lorry (1760), Legallois (1812) und namentlich Flourens (1824). Das Herzhemmungszentrum ergab sich aus Weber's und Budge's Entdeckung der Vagushemmung (Kap. VIII). Die medullären Krämpfe und deren Zusammenhang mit Kreislauf und Atmung enthüllte die folgenreiche Arbeit von Kussmaul & Tenner (1857), das medulläre Gefäßzentrum besonders eine Untersuchung von Ludwig & Thiry (1864). Ein nicht geringer Teil der physiologischen Anschauungen über die Hirnfunktionen basiert auf den anatomischen Studien über den Hirnbau, besonders durch Stilling und Meynert.

Das Rückenmark wurde sehr lange als ein bloßer Nervenstamm für Rumpf und Extremitäten aufgefaßt. Eine richtigere Anschauung wurde durch das Studium der Reflexbewegungen angebahnt. Descartes († 1650), Swammerdam, Willis und andere Forscher des 17. Jahrhunderts hoben die unbewußten Reaktionen als eine wesentliche Einrichtung des Organismus hervor. Jedoch schrieb man dieselben meistens dem Gehirn zu. Die von Redi und Boyle beobachteten Reflexe enthaupteter Tiere wurden meist von Nervenanastomosen hergeleitet, besonders durch Vieussens, bis Hales und Whytt nachwiesen, daß dieselben durch Zerstörung des Rückenmarks beseitigt werden. Erst im vorigen Jahrhundert aber wurde der Reflex, besonders durch Marshall Hall's, Grainger's, Volkmann's u. A. Arbeiten als eine wesentliche Funktion aller Zentralorgane erkannt. Grainger verlegte ihn zuerst 1837 in die graue Substanz. Die falsche Theorie Marshall Hall's von dem exzito-motorischen Nervensystem wurde namentlich durch R. Wagner's Schema des Reflexorganes (1846) verdrängt, welches sich in einem wesentlichen Teile bis heute erhalten hat. Weitere wesentliche Fortschritte in der Reflexlehre führten herbei: Helmholtz 1853 durch die Messung der Reflexzeit, Pflüger 1854 durch Aufstellung von Reflexgesetzen, Setschenow 1863 durch die Uebertragung der Weber'schen Lehre von den Hemmungsnerven auf die Reflexbeherrschung durch das Gehirn. Allgemeiner wurde die funktionelle Selbständigkeit des Rückenmarks durch Legallois (1812) hervorgehoben, dessen Richtung in neuerer Zeit namentlich von Goltz weiter entwickelt worden ist; von Bedeutung war besonders auch der Nachweis bestimmter funktioneller Spinalzentra durch Budge (1853). Das Verständnis der

Leitungsfunktion des Rückenmarks wurde mächtig gefördert durch das von Charles Bell 1811 zuerst aufgestellte, besonders durch Magendie (1822) und J. Müller (1831) bestätigte Gesetz der Nervenursprünge, welches durch die Deiters'sche Entdeckung des Axenzylinderursprungs in den Ganglienzellen (1865) und neuerdings durch die nach einer neuen Untersuchungsmethode (Golgi) von Kölliker, Ramon y Cajal u. A. gewonnenen anatomischen Ergebnisse eine wichtige Ergänzung fand. Die Lage der zerebralen Leitungsbahnen in den Seitensträngen wurde durch Ludwig und seine Schüler, namentlich aber von Türck und Flechsig, festgestellt. Von Wichtigkeit sind ferner die Arbeiten van Deen's und Schiff's über die direkte Rückenmarksreizung, sowie die Durchschneidungsversuche von Schiff, Brown-Séquard u. A.

Das Wenige, was über das sympathische Nervensystem bekannt ist, basiert, nachdem die älteren Ansichten über die zentralen Funktionen der sympathischen Ganglien größtenteils als irrtümlich erkannt sind, hauptsächlich auf der Arbeit von Bidder & Volkmann (1842), welche die selbständige Funktion der vom Sympathikus versorgten Organe nachwies, und auf den Arbeiten von Pourfour du Petit, Bernard u. A. über die Funktionen des Halssympathikus, sowie auf der Zurückführung der betreffenden Fasern auf spinalen Ursprung durch Budge.

I. Allgemeines.

Die Erregungen, welche durch die Nervenfasern fortgeleitet werden, entstehen oder münden, wie schon bemerkt, in nervösen Zentralorganen. Sie entstehen durch Automatie, Reflex oder psychische Tätigkeit (Willen), die einmündenden bewirken Reflex oder psychische Tätigkeit (Empfindung). Der Reflex ist ein unmittelbarer Uebergang anlangender in abgehende Nervenerregung ohne Einmischung der Psyche.

Die hier angeführten zentralen Grunderscheinungen, auf welche sich jede tierische Reaktion (S. 4) zurückführen läßt, sind anscheinend an ein anatomisches Gebilde geknüpft, die Nervenzelle oder Ganglienzelle, welche in den Zentralorganen zur Nervenfaser hinzukommt und dieselben charakterisiert. Die Zentralorgane enthalten neben den Nervenzellen auch andere Zellen mannigfacher Art. Als Nervenzellen werden nur diejenigen angesehen, welche mit einer Nervenfaser in unmittelbarem Zusammenhange stehen. Nervenlose Ganglienzellen sind nicht bekannt.

Die neuere Anatomie (Forel, His u. A.) hat gewisse freilich nicht ganz unbestrittene Sätze zur Geltung gebracht, welche hier in den Vordergrund gestellt werden müssen. Jede Nervenzelle bildet mit den von ihr ausgehenden Nervenfasern eine anatomische und physiologische Einheit, welche als ein Neuron*) bezeichnet wird. In der Regel hat die

*) Das Wort Neuron wird gewöhnlich auf der letzten Silbe betont, und demgemäß die Pluralform Neuronen gebraucht.

Neuronzelle einen langen Fortsatz, welcher als Nervenfaser- oder Axenzylinderfortsatz oder als Neurit bezeichnet wird und welcher oft ohne Teilung bis in die Nähe seines Endes verläuft, hier aber sich in ein Endbüschel feinster Fasern auflöst; jedoch kommen bei vielen Nervenfasern auch Teilungen in ihrem Verlaufe vor. Außer dem Neuriten haben viele Nervenzellen noch eine Anzahl feiner, sich baumförmig verästelnder relativ kurzer Fortsätze, die Protoplasmafortsätze oder Dendriten. Prinzipiell läßt sich der Endbüschel des Neuriten als ein weit in die Ferne verschobener Dendrit betrachten.

Die Neuronzelle ist das genetische Entwicklungszentrum aller ihrer Ausläufer (Kap. XV), und das trophische Zentralorgan derselben, von welchem sie nicht getrennt werden dürfen, ohne degenerativ zu Grunde zu gehen (S. 234). Ob auch Verletzungen der Ausläufer umgekehrt Entartung der Neuronzelle herbeiführen, ist noch unsicher.

Ein Zusammenhang verschiedener Neuronen unter einander, etwa in Gestalt eines netzförmigen Kommunizierens der Dendriten, scheint nicht zu existieren. Die mannigfachen gegenseitigen physiologischen Beziehungen der Neuronen würden hiernach nur darauf beruhen können, daß die beiderseitigen Dendriten einander so nahe liegen, daß ein Uebergang der Erregung, etwa durch die Aktionsströme, erfolgen kann (S. 243).

In neuerer Zeit will man beobachtet haben, daß die Dendriten aktiver amöboider Bewegungen fähig sind, und sich dadurch gegenseitig mehr nähern oder von einander entfernen können. Ferner sollen die feinen Dendritenfäden aktiv ihre Beschaffenheit ändern können, dergestalt, daß variköse Anschwellungen (moniliformer Zustand) oder feine seitliche borstenförmige Anhänge entstehen und verschwinden. Diese Erscheinungen, die sog. Plastizität der Neuronen, würden allerdings für viele Erscheinungen, wie Herstellung und Aufhebung funktioneller Neuronbeziehungen, den Schlüssel liefern, wenn sie endgültig festgestellt werden könnten.

Ob alle Neuronzellen mit den oben angegebenen Zentralfunktionen begabt sind, ist sehr zweifelhaft. Von manchen, z. B. den Zellen der Spinalganglien, ist nichts festgestellt, was über die trophische Bedeutung für ihre Ausläufer hinausgeht.

Die vollständige Darstellung aller Ausläufer einer Neuronzelle verdankt man hauptsächlich der Golgi'schen Methode (Behandlung mit Chromaten und dann mit Silbersalzen), welche jedoch immer nur einzelne Zellen zur Anschauung bringt, vielleicht infolge besonderer funktioneller Zustände. Die Behauptungen über Plastizität der Neuronen beruhen meist auf derartigen Fixierungen, bei welchen aber durchaus

zweifelhaft ist, ob sie den wirklichen funktionellen Zustand der betr. Teile, ohne Veränderung durch die Reagentien, zur Darstellung bringen.

II. Das Rückenmark und seine Nerven.

1. Der Bau des Rückenmarks in physiologischer Hinsicht.

In der Physiologie der nervösen Zentralorgane sind die Resultate der gewöhnlichen experimentellen Methoden, Durchschneidung und Reizung, wegen ihrer im Vergleich zur Feinheit des Baues groben Eingriffe, zur Erlangung sicherer Resultate oft nicht ausreichend, und werden jedenfalls durch die rein anatomische Untersuchung in sehr wesentlichen Punkten ergänzt. Andrerseits beruht auch die anatomische Untersuchung zum Teil auf dem Gebrauch physiologischer Methoden. So kommt es, daß in diesem Gebiete die Hineinziehung des Anatomischen in die physiologische Darstellung unentbehrlicher ist als auf anderen; jedoch wird sie sich hier auf das physiologisch Verwertbare zu beschränken haben.

Außer den gewöhnlichen anatomischen Methoden (Zerfaserung, Untersuchung von Schnittserien verschiedener Richtungen) und der vergleichenden Anatomie sind im Gebiete der Zentralorgane besonders von Erfolg gewesen: 1. die Beobachtung der Degenerationen nach Durchschneidungen und pathologischen Zerstörungen (Türck); 2. die Beobachtung der embryonalen Ausbildung der verschiedenen Fasersysteme, welche namentlich hinsichtlich der Entwicklung der Markscheiden zu verschiedenen Zeiten erfolgt (Flechsig); 3. die Beobachtung der Entwicklungshemmung zentraler Teile nach frühzeitigen Exstirpationen einzelner Nervengebiete (Gudden).

Allgemeine Uebersicht.

Die graue Substanz bildet den um den engen Zentralkanal angeordneten Kern des Organs, welcher auf den Querschnitt (Fig. 116) eine H-förmige Figur bildet. Die Brücke dieses *H* ist die den Zentralkanal einschließende graue Kommissur, die Seitenteile bestehen aus je einem Vorder- und Hinterhorn, das erstere kürzer und dicker als das letztere; das Vorderhorn zeigt, besonders im Dorsalteil, noch einen lateralen Vorsprung etwa in der Frontalebene des Zentralkanals, das sog. Seitenhorn (*S.H.* Fig. 117). Die Mächtigkeit der grauen Substanz bleibt im Verlauf des Marks im Allgemeinen dieselbe, ist aber in der Zervikal- und Lumbalanschwellung vergrößert. In Fig. 116 gehört Querschnitt *A* der Cervikalanschwellung, *B* der Mitte des Brustmarks, *C* der Lumbalanschwellung an. Man kann also sagen, daß der Querschnitt der grauen Substanz etwa der Mächtigkeit der dem Niveau zugehörigen Nervenursprünge proportional ist.

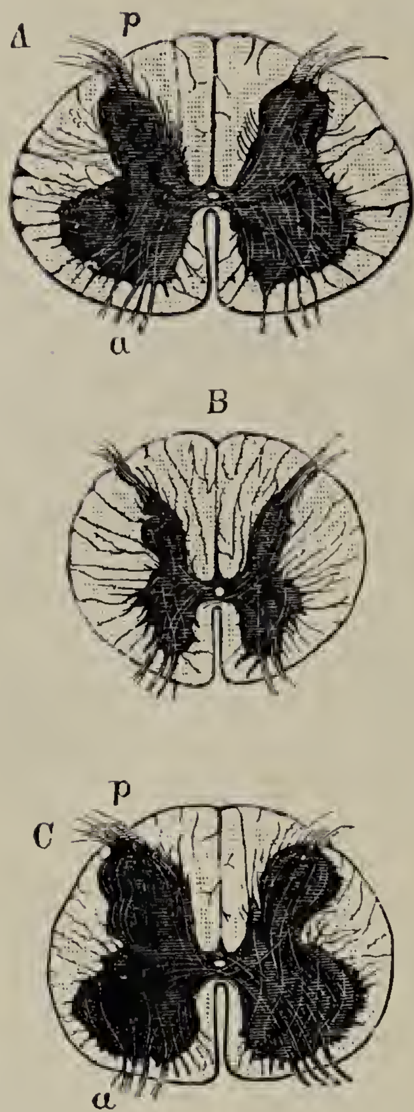


Fig. 116.
Querschnitte des Rückenmarks, 2mal vergrößert, nach Schwalbe. Bauchseite nach unten.

* Abgesehen von der vielleicht nicht nervösen Substantia gelatinosa, welche den Zentralkanal umgibt (Subst. gelat. centralis *S. g. c.* Fig. 117) und die Spitze des Hinterhorns kappenförmig umhüllt (Subst. gelat. Rolandi, *S. g. R.*), besteht die graue Substanz aus Ganglienzellen, sowie aus einem Filz markhaltiger und markloser Fasern und feinster Fibrillen.

Die vorderen Spinalwurzeln (*a* Fig. 116, *V. W.* Fig. 117) treten in ziemlich weit getrennten Faserbündeln durch die weiße Substanz hindurch in die grauen Vorderhörner ein. Ein Teil geht durch die vordere Kommissur auf die andere Seite über, um in den vorderen Ganglienzellen der anderen Seite zu endigen (s. unten).

Die hinteren Spinalwurzeln (*p* Fig. 116, *H. W.* Fig. 117) treten als kompaktes Bündel ein, und begeben sich mit einem größeren medialen Teil in die weißen Hinterstränge, mit einem kleineren lateralen Teil in das graue Hinterhorn.

Der Vorder- und der Seitenstrang *V. Str.*, *S. Str.*, Fig. 117), d. h. der aus longitudinalen Fasern bestehende Teil der weißen Substanz von der Fissura longitudinalis anterior bis zu den hinteren Wurzeln, sind nur unvollkommen durch die sehr zersplitterten vorderen Wurzeln von einander geschieden. Durch die degenerative und die myelogenetische Methode (S. 253) lassen sich folgende Abteilungen in ihnen unterscheiden: 1) die Pyramiden-Seitenstrangbahn (*P. S.* Fig. 118), im hinteren Teil des Seitenstrangs, von oben nach unten an Kaliber abnehmend; die direkte Fortsetzung der gekreuzten Pyramidenfasern. 2) die Pyramiden-Vorderstrangbahn (*P. V.* Fig. 118), von individuell sehr wechselndem Kaliber, bei Tieren oft fehlend, zu beiden Seiten der Fissura longit. ant., meist nur bis zur Mitte des Dorsalmarks reichend; die Fortsetzung ungekreuzter Pyramidenfasern, welche sich wahrscheinlich in tieferen Markniveau's in der vorderen Kommissur nachträglich kreuzen, so daß die individuelle Variation nur eine Variation des Kreuzungsortes bedeutet. 3) die Kleinhirn-Seitenstrangbahn (*K. S.*) bildet hauptsächlich eine lateral von der Pyramiden-Seitenstrangbahn an der Oberfläche des Seitenstranges verlaufende Lage, welche nach unten zu an Kaliber abnimmt, und bis zur Mitte des Lendenmarks reicht. Die Abnahme ist am stärksten, wo die Clarke'schen Säulen (*Cl.* Fig. 117) beginnen, deren

Zellen die Neuronzellen dieser Bahn sind. 4) die Reste des Vorderseitenstranges haben eine gleichmäßige und in den Anschwellungen verstärkte, also der Anzahl der Wurzelfasern proportionale Mächtigkeit. Ueber ihren Zusammenhang mit anderen Gebilden sind die anatomischen Angaben zweifelhaft.

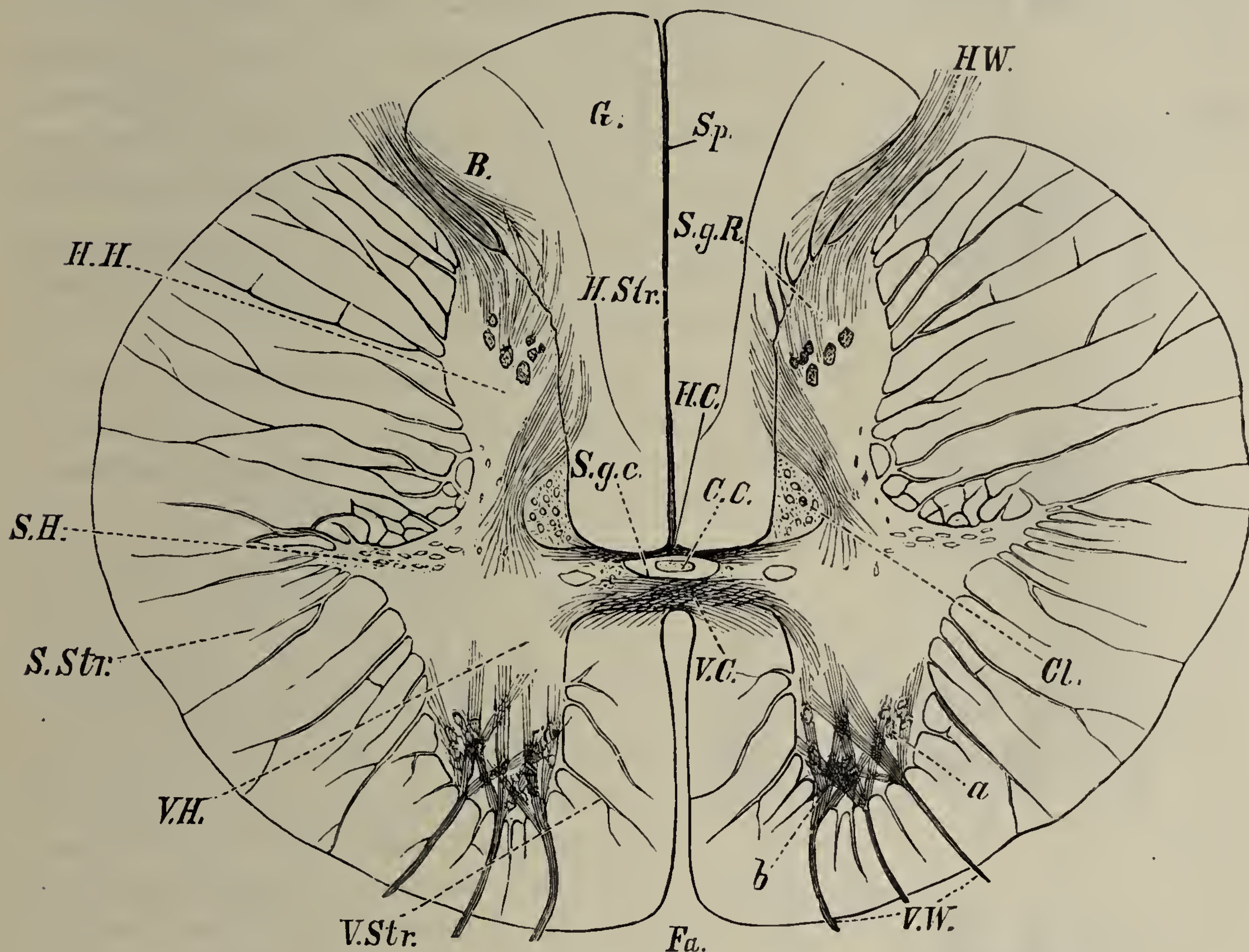


Fig. 117.

Querschnitt des Rückenmarks in der Höhe des 8. Brustnerven, 10mal vergrößert, nach Schwalbe. Ventralseite nach unten.
F. a. Fissura longitudinalis anterior. *S. p.* Septum posterius. *V. C.* Vordere weiße, *H. C.* hintere graue Kommissur. *C. C.* Zentralkanal. *S. g. c.* Subst. gelatinosa centralis. *V. H.* Vorderhorn. *S. H.* Seitenhorn, *H. H.* Hinterhorn. *a* laterale, *b* mediale Gangliengruppe des Vorderhorns. *Cl.* Clarke'sche Säulen. *V. W.* Vordere, *H. W.* hintere Wurzeln. *S. g. R.* Subst. gelatinosa Rolandi, *V. Str.* Vorderstrang. *S. Str.* Seitenstrang, *H. Str.* Hinterstrang der weißen Substanz, *G.* Goll'scher Strang. *B.* Burdach'scher Strang.

Die Hinterstränge (*H. Str.* Fig. 117) lassen zwei, teilweise durch ein bindegewebiges Septum getrennte Abteilungen unterscheiden: 1) den medial gelegenen Goll'schen Strang oder Funiculus gracilis (*G.* Fig. 117, 118; er wird nach unten dünner, anscheinend durch Uebergang seiner Fasern in das Hinterhorn, und hört in der Mitte des Brustmarks auf; 2) den lateralen Burdach'schen oder Keilstrang, Funiculus cuneatus (*B.* Fig. 117) mehr gleichmäßig entwickelt. Die lateral (hart am Hinterhorn) eintretenden hinteren Wurzelfasern scheinen zunächst im Keilstrang aufwärts zu ziehen, durch die hinzukommenden Wurzelfasern aber immer mehr medialwärts verdrängt zu werden, so daß z. B. die sensiblen Ischiadikusbahnen in Halsmarkhöhe im Goll'schen Strange verlaufen, während die Brachialisfasern daneben im Keilstrang liegen.

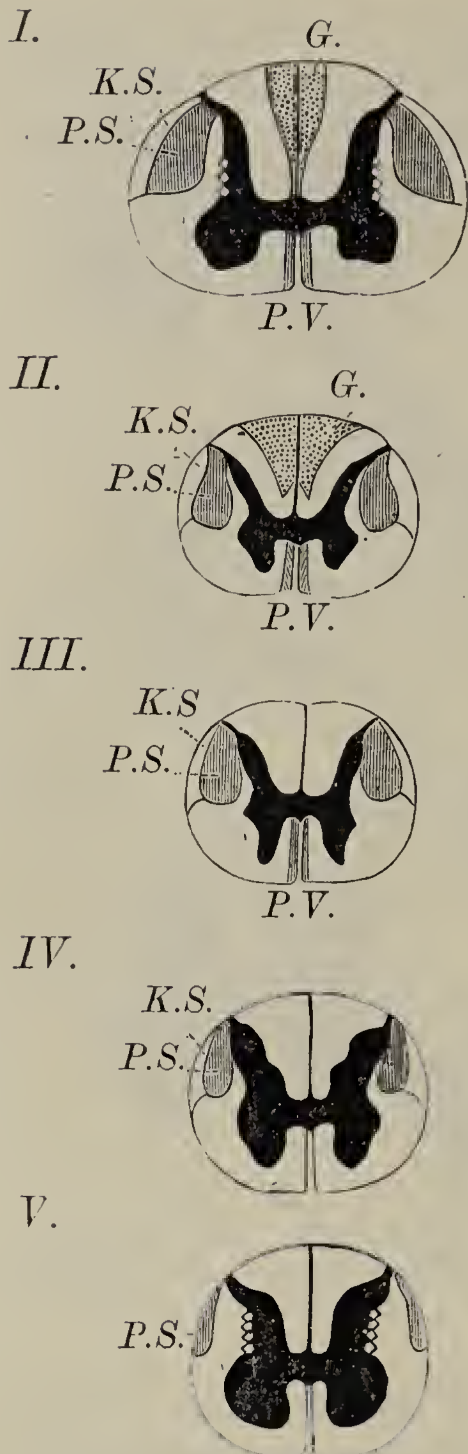


Fig. 118.
Abteilungen der weißen Substanz, nach Flechsig.
Die Querschnitte entsprechen: I. dem 6. Zervikalnerv, II. 3., III. 6., IV. 12. Dorsalnerv. V. 4. Lumbarnerv. *P.V.* Pyramiden-Vorderstrangbahn. *P.S.* Pyramiden-Seitenstrangbahn. *K.S.* Kleinhirn-Seitenstrangbahn. *G.* Gollsche Stränge.

Die vordere weiße Kommissur (*C. V.* Fig. 117) besteht größtenteils aus transversalen, wahrscheinlich gekreuzten, zum Teil aber auch aus longitudinalen Faserzügen; ihre Mächtigkeit nimmt im wesentlichen nach unten ab. Unter den gekreuzten Fasern sind folgende Verbindungen nachgewiesen: 1) zwischen vorderen Wurzelfasern und vorderen medialen Ganglienzellen des anderen Vorderhorns; 2) zwischen dem einen Vorderhorn und dem andern Vorderstrang; 3) zwischen Pyramiden-Vorderstrangbahn und dem anderen Seitenstrang (s. oben S. 254).

Als Retikulär-Formation bezeichnet man Durchflechtungen von weißer und grauer Substanz; im Rückenmark kommt dieselbe besonders in dem Winkel zwischen Seiten- und Hinterhorn vor.

Außer den angeführten Nervenfasern und den noch zu besprechenden Zellen enthält das Rückenmark eine alles verbindende, Neurokeratin enthaltende Stützsubstanz, den Nervenkitt oder die Neuroglia. In ihr finden sich die sternförmigen Gliazellen, welche radiäre Fortsätze bis zur Peripherie des Rückenmarks entsenden. Nicht nervös sind auch die den Zentralkanal auskleidenden Ependymzellen, welche am Lumen mit einem Börstchen endigen, und von deren Basis ebenfalls lange radiale Fäden bis zur Oberfläche sich erstrecken.

Neuronen des Rückenmarks.

Zu den Neuronen des Rückenmarks gehören außer den Systemen der motorischen und sensiblen Spinalnerven noch eine große Zahl anderer, welche ganz im Innern des Zentralorgans liegen.

1. Die Neuronen der motorischen Spinalnerven. Die betr. Neuronzellen (*m* im Schema Fig. 119) liegen hauptsächlich in den grauen Vorderhörnern, in mehr medialen und mehr lateralen Anhäufungen (Nestern, *a* und *b*, Fig. 117, bei niederen Wirbeltieren in segmentaler Anordnung, den Wirbeln entsprechend), zum Teil auch in den Seitenhörnern. Sie sind große Zellen mit großem Kern, welche ungemein fein verzweigte Protoplasmafortsätze aussenden. Der Neurit (1865 von Deiters entdeckt und daher auch Deiters'scher Fortsatz genannt) geht in eine vordere Spinalwurzel über und erstreckt sich bis zu einem Muskel, einer Drüse etc. (*nM*, Fig. 117), in welcher er seine Endverzweigung bildet. Manche dieser Neuriten geben im Rückenmark

Seitenfäden (Kollateralen) ab, manche überschreiten in der vorderen Kommissur die Medianebene.

2. Die Neuronen der sensiblen Spinalnerven. Die Zellen (*s*, Fig. 119) liegen in den Spinalganglien (*Sp*), sind im Embryonalstadium, und bei Fischen dauernd, bipolar, ziehen sich später seitlich aus, so daß sie nur noch T-förmig mit dem peripherischen und zentralen Fortsatz (*p* und *c*) zusammenhängen. Der peripherische Fortsatz ist die sensible Nervenfaser bis zu ihrer Endverästelung im Sinnesorgan (im Schema ist dasselbe durch die Haut *H* und die Tastkörperchen *T* repräsentiert). Der zentrale Fortsatz ist die hintere Wurzelfaser. Dieselbe teilt sich nach dem Eintritt in die weiße Substanz zunächst in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast (*a* und *b*), der erstere ist länger und reicht bei manchen bis zum Gehirn. Von diesen beiden Aesten gehen senkrecht, also horizontal, von Ranvier'schen Schnürringen abtretend, in gewissen Abständen zahlreiche Nervenfäden, sog. Kollateralen *e*, in die graue Substanz hinein. Sowohl die Hauptäste wie die Kollateralen endigen mit feinen Endbüscheln in der Nähe von Nervenzellen. Nur wenige Kollateralen überschreiten die Medianebene in der hinteren Kommissur (welche beim Menschen sehr schwach ist), um an Zellen der anderen Seite zu enden.

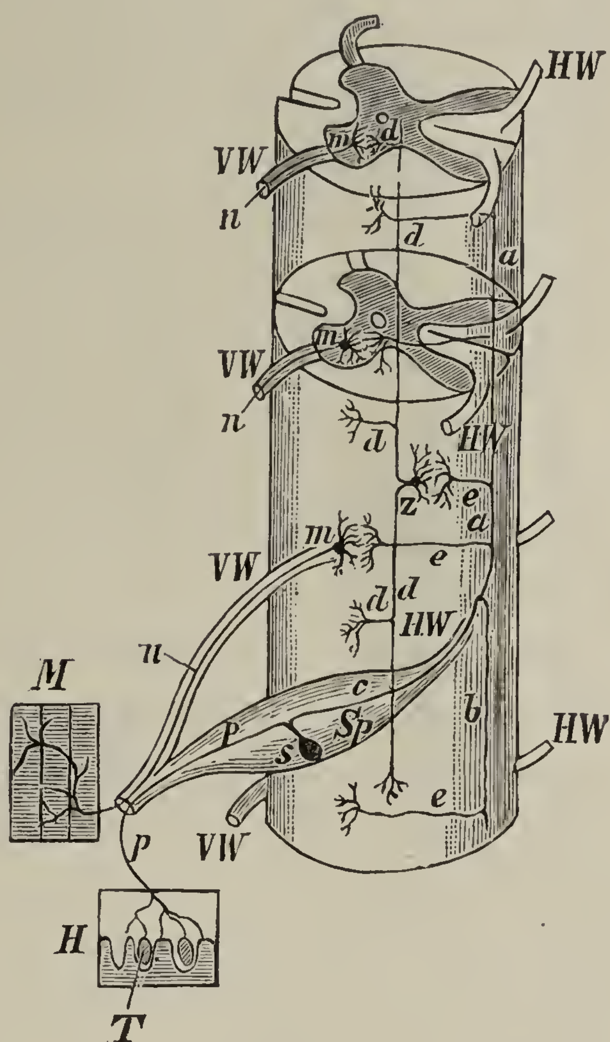


Fig. 119.
Schema der Nervenzellen und Neuronen, sowie der direkten und indirekten Reflexe (s. unten), im wesentlichen nach Kölliker und v. Lenhossék. Bedeutung der Buchstaben s. im Text.

3. Schaltneuronen. Ihre Zellen (Schaltzellen, Golgi'sche Zellen) sind sehr zahlreich in der grauen Substanz und in den Clarke'schen Säulen vorhanden (*z*, Fig. 119), meist kleiner und weniger verzweigt als die motorischen, und senden einen kürzeren oder längeren Fortsatz in die graue Substanz hinein; dieser verläuft longitudinal, kann auch die Mittelebene überschreiten, und ebenfalls Kollateralen abgeben, welche mit Aufbüschelungen (*d*) endigen. An den Zellen der Clarke'schen Säulen, welche scharf abgegrenzte Felder an der medialen Seite der Insertion der Hinterhörner bilden (*Cl*, Fig. 117), und hauptsächlich im unteren Dorsal- und im oberen Lendenmark entwickelt sind, endigen mit Endbüscheln großenteils die Fasern der Burdach'schen Stränge. Ihre Neuriten bilden, wie schon S. 254 f. erwähnt, die Kleinhirnseitenstrangbahn.

2. Die Rückenmarksnerven und der Bell'sche Lehrsatz.

Die vom Rückenmark entspringenden Nerven sind sämtlich in einem großen Teil ihres Verlaufes gemischt; jedoch sind sie es nicht von Anfang an, sondern die vordere Wurzel enthält die zentrifugalen, die hintere die zentripetalen Fasern (Charles Bell, Magendie, J. Müller); jene heißt daher auch die motorische, diese die sensible Wurzel. Letztere hat das Spinalganglion, dessen Bedeutung S. 234 und 252 angegeben ist.

Die Angabe, daß die Nervenleitung im Spinalganglion eine Verzögerung erleide (Gad & Joseph), ist unwahrscheinlich, und wird direkt bestritten (Exner). Absterben der Spinalganglienzelle an ausgeschnittenen Präparaten, oder am lebenden Tiere durch Anämie, stört die sensible Leitung nicht (Steinach, Langendorff).

Durchschneidet man sämtliche vorderen Wurzeln einer Seite, so sind die Muskeln der entsprechenden Körperhälfte vollständig gelähmt; durchschneidet man die hinteren, so ist die Körperhälfte unempfindlich. Durchschneidet man einem Frosche rechts die hinteren, links die vorderen Wurzeln der Schenkelnerven, so bleibt das Tier, wenn man das rechte Bein insultiert, unbeweglich; verletzt man dagegen das linke, so macht es mit dem rechten abwehrende Bewegungen. Beim Hüpfen schleppt es auch das rechte Bein nach, weil es dasselbe nicht fühlt.

Durchschneidet man die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven, so sinkt plötzlich die Erregbarkeit der vorderen (Ludwig & Cyon). Es müssen also die ersteren durch einen reflektorischen Vorgang beständig die Erregbarkeit der letzteren steigern, oder, was verständlicher wäre, sie beständig schwach erregen (vgl. unten beim Muskeltonus), so daß bei Reizung der vorderen sich der Reiz zu dieser beständigen Erregung addiert.

Abweichungen vom Bell'schen Lehrsatz.

Eine scheinbare Abweichung vom Bell'schen Gesetze liegt in dem Umstande, daß die Durchschneidung und Quetschung der vorderen Wurzeln bei Warmblütern schmerzhaft ist (Longet). Indes ist nach der Durchschneidung nur das peripherische Ende der Wurzel empfindlich, das zentrale nicht (Magendie); die beigemischten sensiblen Fasern kommen also von der Peripherie her (sensibilité récurrente), und die Sensibilität schwindet nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln; auch zeigt nach der Durchschneidung der vorderen Wurzeln ihr zentrales Ende eine Anzahl degenerierter und ihr peripherisches eine Anzahl undegenerierter Fasern (Schiff, Vulpian).

Die Umbiegung der sensiblen Fasern in die motorische Bahn findet großenteils in der Nähe der peripherischen Endausbreitung statt; auch in sensible Bahnen biegen sensible Fasern rückwärts um, so daß das peripherische Ende eines durchschnittenen

sensiblen Nerven meist empfindlich ist (Arloing & Tripier). Am Kopfe kommt ebenfalls rekurrierende Sensibilität motorischer Nerven vor, welche vom Trigeminus herrührt.

Eine wahre Abweichung vom Bell'schen Satze scheint aber darin zu liegen, daß die hinteren Wurzeln nach einigen Autoren (Stricker, Morat) gefäßerweiternde Nerven führen, und ebenso motorische Nerven für die Baucheingeweide (Steinach, bestritten von Horton-Smith); und zwar haben diese Fasern ihr trophisches Zentrum nicht im Spinalganglion, sondern in den Vorderhörnern (v. Lenhossék, Ramon y Cajal). Von andrer Seite (Bayliss) wird dagegen behauptet, daß die gefäßerweiternden Fasern nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln nicht entarten und daß sie zentripetale Fasern seien, welche nebenbei durch „antidrome" Leitung gefäßerweiternd wirken (?).

Auch in dem Punkte sind manche Eingeweidenerven den sensiblen analog, daß sie Beziehungen zu den Clarke'schen Säulen haben (Gaskell); andrerseits sind auch Beziehungen der Spinalganglien zu den sympathischen Zellen bekannt (s. unter Sympathikus).

Funktionen der Spinalnerven.

Die zentrifugalen Fasern der Rückenmarksnerven sind 1. motorische für sämtliche quergestreifte Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten und, zum Teil durch Vermittlung des Sympathikus, für gewisse glatte Muskeln der Eingeweide, z. B. den Detrusor urinae, Uterus; zu ihnen sind auch die Nerven für die Muskeln der Haar- (resp. Feder-) Bälge zu zählen (pilomotorische, resp. pennomotorische Nerven); 2. vasomotorische und gefäßerweiternde Fasern für die Arterien des Körpers; diese gehen ebenfalls teilweise zunächst in den Sympathikus über und treten dann in andere Spinalwurzeln ein (Kap. VIII); 3. sekretorische (Schweißnerven) und möglicherweise auch trophische Fasern. — Die zentripetalen Fasern sind die Nervenfasern für die Empfindung und Reflexauslösung des ganzen Körpers mit Ausnahme des Gesichts und Vorderkopfes.

Ueber die Verteilung der verschiedenen motorischen und sensiblen Nerven der einzelnen Muskeln, Hautstellen etc. auf die 31 Wurzelpaare ist erst wenig experimentiert; meist verläßt man sich auf die Anatomie. Das Tast- und Schmerzfeld einer hinteren Wurzel erstreckt sich weniger weit als das Feld für Temperaturempfindung (Sherrington).

3. Das Rückenmark als Leiter zum Gehirn.

Das Rückenmark bildet die einzige nervöse Verbindung zwischen dem Gehirn und den Rückenmarksnerven, wenn man von einigen schwachen anastomotischen Verbindungen zwischen Hirn- und Spinal-

nerven durch den Sympathikus absieht. Das Rückenmark muß also alle Einwirkungen des Willens und der Hirnzentra auf die Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und andrerseits alle Empfindungen der letzteren Teile, durch Leitung vermitteln.

a. Durchschneidungsversuche.

Das eben Gesagte bestätigt sich sofort durch die Wirkungen zufälliger oder experimenteller Durchtrennungen des Markes: alle Teile, welche ihre Nerven aus Markniveau's unterhalb der Durchschneidung beziehen, sind fortan dem Bewußtsein völlig entzogen, können weder willkürlich bewegt werden noch empfinden. Liegt die Durchschneidung hoch oben im Halsmark, so hört auch die Atmung auf, und die Gefäße (auch die des Kopfes, wegen des spinalen Ursprungs des Kopfsympathikus) verlieren ihren Tonus; diese Durchschneidung ist daher tödlich.

Experimente und pathologische Erfahrungen lehren, daß die Längsfasern der weißen Substanz die Leitung zum Gehirn besorgen, wenn auch keineswegs in ihrer ganzen Masse. Durchschneidungen der ganzen weißen Substanz mit Schonung der grauen wirken wie totale Rückenmarksdurchschneidung.

Durchschneidungen der grauen Substanz mit Schonung der weißen sind kaum ausführbar. So viel man weiß, führen dieselben nicht zu Leitungsstörungen (die behauptete Störung der Schmerzleitung ist vielfach bestritten); die graue Substanz stellt nur ein Kontinuum von Niveauzentren dar.

Einseitige Halbschnitte durch die weiße Substanz lähmen die willkürliche Bewegung nur auf der Seite der Verletzung; die Sensibilität ist auf der verletzten Seite abnorm erhöht („Hyperästhesie", die Tiere schreien auf bloße Berührung, Foderà, Schiff u. A.), auf der gesunden Seite herabgesetzt. Nach einiger Zeit schwindet die Hyperästhesie und die Sensibilität ist nun auch auf der verletzten Seite vermindert. Hieraus ist zu schließen, daß die motorischen Bahnen im Rückenmark keine, die sensiblen eine teilweise Kreuzung erleiden, namentlich für die Schmerzempfindung, weniger für Tast-, Temperatur- und Muskelgefühl (Mott). Die Ursache der vorübergehenden Hyperästhesie ist unklar. Ueber die Kreuzung s. auch unter Gehirn.

Macht man in verschiedenen Niveau's einen rechts- und einen linksseitigen Halbschnitt, so tritt weder vollständige sensible, noch vollständige motorische Lähmung ein; auch bei zwei vorn und hinten gelegten Halbschnitten verschiedener Niveau's bleibt wenigstens die Motilität

ziemlich intakt (SCHIFF u. A.) Ein Teil der Fasern müßte hiernach geschlängelt verlaufen, sowohl in frontalem wie in sagittalem Sinne; Andre nehmen an, daß überhaupt jede kleinste Brücke zwischen oberem und unterem Abschnitt die Leitung vermitteln kann, was aber nur für diffuse Empfindungen und Bewegungen genügen würde.

Hinsichtlich des speziellen Verlaufes der motorischen und sensiblen Bahnen, über welchen man mittels partieller Durchschneidungen der weißen Substanz (Vorder-, Seiten-, Hinterstränge, oder Teile derselben) Aufschluß gesucht hat, sind die Angaben sehr widersprechend. Die einen fanden motorische Lähmungen hauptsächlich nach Durchschneidung der Vorder- und sensible nach solcher der Hinterstränge (SCHIFF, OSAWA u. A.), Andere beiderlei Lähmungen fast nur nach Durchschneidungen der Seitenstränge (LUDWIG mit DITTMAR und WOROSCHILOFF; OTT u. A.). Der Grund dieser Widersprüche liegt zum Teil in dem Einfluß des Markniveau's, in welchem operiert wurde, zum Teil in verschiedenem Verhalten der Tierarten, ja in individuellen Verschiedenheiten, wie sich aus dem S. 254 bei den Pyramidenbahnen Gesagten und manchen analogen Erfahrungen ergibt. Die Meisten betrachten jetzt auf Grund der Degenerativbefunde als absteigende, motorische Bahn die Pyramidenbahn, als aufsteigende, sensible den Hauptteil der Hinterstränge und die Kleinhirnseitenstrangbahn. Jedenfalls aber muß ein beträchtlicher Teil der weißen Substanz, besonders der nach unten nicht an Mächtigkeit abnehmende, andere Funktionen haben (s. unten).

Die Angaben über die Leitungsbahnen für die verschiedenen Arten von Empfindung (Tast-, Temperatur-, Muskel- und Schmerzempfindungen) werden als zu unsicher hier übergangen. Ueber die Frage, wo die Zellübertragung für bewußte Empfindung erfolgt, s. unten S. 273.

b. Reizversuche.

Merkwürdigerweise sind die direkten elektrischen und mechanischen Reizungen des Rückenmarks großenteils unwirksam, sobald sie nicht die vorderen oder hinteren Wurzelfasern treffen (BROWN-SÉQUARD, SCHIFF, VAN DEEN u. A.). Eine Ausnahme machen die vom vasomotorischen Zentrum durch das Rückenmark verlaufenden Fasern, da jede Rückenmarksreizung alle Arterien des Körperbezirks unterhalb der Reizstelle verengt (LUDWIG & THIRY); sie verlaufen in den Seitensträngen, und durch Reizung des Halsmarks nach einseitiger Durchschneidung im Brustteil kann man in der Wirkung auf die Nierengefäße feststellen, daß sie eine Kreuzung vollziehen (NICOLAIDES). Ebenso bewirkt Reizung der Rückenmarkssubstanz reflektorische Erregung des Gefäßzentrums, wirkt

also pressorisch (Ludwig & Dittmar); überhaupt wird den sensiblen Bahnen Erregbarkeit meist zugeschrieben (Schiff).

Ob die Wirkungslosigkeit der Rückenmarksreizungen auf wirklicher Unerregbarkeit der longitudinalen Bahnen beruht, d. h. ob man die an sich wenig wahrscheinliche Annahme einer leitungsfähigen, aber nicht erregbaren Nervensubstanz („kinesodische" und „ästhesodische" Substanz) machen muß, ist bis in die neueste Zeit lebhaft diskutiert worden. Vor allem sind von vielen Beobachtern am Frosch positive Resultate der Reizung erhalten worden (Fick & Engelken, Luchsinger u. A.), und zwar Bewegung der Hinterbeine bei Anbringung des Reizes an den obersten Rückenmarksteilen, an welchen außerdem, um den Verdacht des Reflexes auszuschließen, die graue Substanz und die weißen Hinterstränge weggenommen waren. Der sicherste Beweis für die Erregbarkeit des Rückenmarks liegt darin, daß es sich dem Zuckungsgesetz gegenüber genau wie ein Nerv verhält, indem ein am Querschnitt eben wirksamer abterminaler Induktionsstrom weiter unten seine Wirksamkeit verliert (vgl. S. 232), obgleich er den Wurzeln und den Reflexzentren näher kommt (Biedermann). Auch mechanische Reize sind wirksam, anscheinend aber nur auf die Ganglienzellen der Vorderhörner (Birge). Die Erregbarkeit der grauen Substanz ist auch durch elektrische Reize nachweisbar (Biedermann). Da sonach an der Erregbarkeit auch der motorischen Längsfasern kein Zweifel sein kann, so bleiben die Bedingungen des offenbar häufigen Ausbleibens der Erfolge noch aufzuklären; möglicherweise handelt es sich um Mitreizung von Hemmungsfasern.

Die motorische Wirkung der Rückenmarksreizung hat gewisse Eigentümlichkeiten. Beim Tetanisieren des Rückenmarks hört man einen tiefen Muskelton (S. 134), welcher von der Reizfrequenz unabhängig ist (du Bois-Reymond). Ferner zeigen sich Einzelreize oft unwirksam, werden aber bei Wiederholung durch Summation wirksam (Kronecker & Nicolaides, Biedermann). Die Latenzzeit der Kontraktionen ist sehr lang (Joseph, Gad). Die Reize sprechen leichter an, wenn gleichzeitig reflektorische Erregung des betr. motorischen Gebietes stattfindet (Biedermann). Die Erklärung all dieser Erscheinungen s. unten (S. 272).

Was die durch die Rückenmarksreizung angesprochenen Muskeln betrifft, so überwiegt am Frosche bei Reizung höher oben Kontraktion der Beuger des Hinterbeins, bei Reizung unten Kontraktion der Strecker (Engelhardt). Punktförmige Reizungen bringen meist mehrere Muskeln, aber weder gleichzeitig noch gleich stark, zur Kontraktion (Sirotinin).

Auch am Rückenmark selbst lassen sich Reizerfolge in Gestalt von Aktionsströmen beobachten (Gotch & Horsley), sowohl bei Reizung des Marks selbst als

des Gehirns und seiner Nerven. Man kann diese Methode zur Ermittelung der Leitungsbahnen mit verwenden. Bemerkenswert ist, daß Markreizungen die sensiblen Fasern der peripherischen Nerven leichter erregen, als die motorischen, offenbar weil nur erstere weit ins Mark sich fortsetzen (S. 257).

Galvanotropismus. Zu den Reizversuchen am Rückenmark ist folgende Erscheinung zu rechnen. Froschlarven der ersten Wochen, junge Fische u. dgl. stellen sich in galvanisch durchströmtem Wasser mit dem Kopf gegen die Anode ein, und geraten, wenn sie daran verhindert werden, in lebhafte Unruhe; die Ursache liegt darin, daß das Rückenmark dieser Tiere durch aufsteigende Ströme stärker erregt, durch absteigende gelähmt wird (bei Fischen bleibt u. a. die Atembewegung aus), und die Tiere sich der Erregung möglichst entziehen (Hermann).

Ueber Reizung der grauen Substanz durch spezifische Reize s. unten sub 5.

4. Die Reflexfunktion des Rückenmarks.

Daß das Rückenmark mehr ist als ein bloßer vom Gehirn entspringender Nervenstamm für Rumpf und Extremitäten, lehrt schon die anatomische Betrachtung, vor Allem die Existenz der grauen Substanz, deren Bau durchaus auf zentrale Funktionen deutet, ferner das Fehlen des Gehirns beim Amphioxus lanceolatus, endlich der Umstand, daß das Rückenmark nicht, wie ein Nervenstamm beim Abgang seiner Aeste, mit der Abgabe der Spinalnerven an Dicke abnimmt, sondern seinen Querschnitt annähernd bis fast an sein Ende beibehält, und in der Hals- und Lendengegend sogar Anschwellungen besitzt. Eine Abnahme nach unten zeigen nur die in der anatomischen Darstellung als zerebrale Leitungsbahnen bezeichneten Strangabteilungen.

Noch mehr aber beweisen zahlreiche physiologische Tatsachen (Legallois, Marshall Hall, Goltz), daß das Rückenmark ein selbständig fungierendes Zentralorgan ist. Namentlich zeigt das Tier nach Abtrennung oder Lähmung des Gehirns noch die mannigfaltigsten Reflexerscheinungen.

a. Die geordneten Reflexe.

Geköpfte Frösche machen auf Reizungen regelmäßige und zweckmäßige Abwehrbewegungen, welche von willkürlichen Bewegungen sich so wenig unterscheiden, daß man sie als die Wirkungen von im Rückenmark vorhandenen Seelenorganen betrachtet hat (Pflüger). Da aber ganz ähnliche Bewegungen auch am unversehrten Menschen, und zwar hier nachweisbar unbewußt, in großer Zahl vorkommen, z. B. der Lidschluß auf Berührung der Konjunktiva, die Bewegungen Schlafender, wenn sie gekitzelt werden, da ferner die Mitwirkung eines Bewußtseins bei den Bewegungen geköpfter Tiere nicht nachweisbar ist,

betrachten die Meisten alle Bewegungen dieser Art als Reflexe (S. 251). Zum Unterschiede von den unten zu besprechenden abnormen Reflexerscheinungen hat dieses Werk die normalen Reflexe von erkennbarer Zweckmäßigkeit als geordnete Reflexe bezeichnet. Ueber die Frage, ob Bewußtsein dabei im Spiele ist, s. beim Gehirn.

Der geköpfte Frosch zeigt schon durch seine sitzende Stellung zentrale Funktionen, denn ein ganz gelähmter nimmt jede beliebige ihm erteilte Stellung ein. Die erwähnten Abwehrreflexe bestehen beispielsweise in Befreiungsversuchen beim Festhalten mit einer Pincette, Abwischen von Säure, welche auf die Haut aufgetragen ist. Diese Abwehrbewegungen sind zwar sehr regelmäßig, aber es ist doch eine Abwechslung derselben möglich; schneidet man z. B. das Glied ab, welches zum Abwischen der Säure von einer Hautstelle benutzt wurde, so wird, nach vergeblichen Bewegungen des Stumpfes, ein anderes Glied zu demselben Zwecke verwendet; indes hat in diesem Falle die Reizung durch längere Dauer (während der vergeblichen Stumpfbewegungen) eine größere Intensität erreicht, so daß eine rein mechanische Erklärung dieser Erscheinung wohl möglich ist.

Auch über die Abwehr hinaus kommen zahlreiche geordnete Reflexe des Froschrückenmarks vor, welche jedoch durch den Willen unterdrückt werden können, und daher erst nach Abtrennung des Großhirns regelmäßig auftreten. So beobachtet man (Goltz) an großhirnlosen Fröschen regelmäßig ein Quaken, sobald man die Haut der Rückengegend sanft streicht, oder deren Nerven mechanisch reizt (der laryngeale Teil dieses Reflexes geht natürlich vom Kopfmark aus); ferner, zur Zeit der Begattung, beim Männchen ein festes und dauerndes Umarmen des Weibchens, wenn man dasselbe mit dem Rücken gegen die Brust des Männchens legt; auch andere ähnlich geformte Gegenstände (Männchen, der Finger des Untersuchenden) werden in gleicher Weise umklammert.

Auch an Warmblütern kann man die geordneten Reflexfunktionen des isolierten Rückenmarks beobachten, z. B. indem man das Gehirn durch Unterbindung seiner vier Hauptarterien tötet (S. Mayer, Luchsinger), oder indem man das Rückenmark im mittleren Teil durchschneidet, ja ganze Markstrecken exzidiert, und die vom Lendenmark abhängigen Teile des Tieres beobachtet (Goltz). Sehr junge Tiere zeigen auch wie Frösche die Reflexe nach einfachem Köpfen, nur muß das Vorübergehen des „Shock“ abgewartet werden, d. h. eines lähmungsartigen Zustandes, welcher den abgetrennten Markabschnitt für einige Zeit befällt. Von geordneten Reflexen im Bereich des Lendenmarks sind

namentlich zu erwähnen (Goltz mit Freusberg und Gergens): Kratzen gekitzelter Hautstellen, Harnentleerung bei gefüllter Blase, besonders auf Kitzeln am After, ebenso Kotentleerung, Erektion des Penis bei sensibler Reizung desselben, ja alle zum Begattungsakt, sowie zur Gestation und zur Geburt erforderlichen Reflexe, endlich Reflexe an den Gefäßen. Bei Enten und Eidechsen kommen sogar Lokomotionen vor.

Am Menschen endlich stellen die geordneten Abwehrbewegungen im Schlafe großenteils reine Markreflexe dar, da wenigstens das Seelenorgan eliminiert ist; ebenso zahlreiche unbewußte zweckmäßige Bewegungen im wachen Zustande. Nach Rückenmarksdurchtrennungen sind beim Menschen die Reflexe des unteren Teils sehr gering (Reynolds), ähnlich auch beim Affen (Moore & Oertel).

Aus diesen und vielen anderen Tatsachen folgt, daß die Selbstständigkeit des Rückenmarks in der Wirbeltierreihe von unten nach oben abnimmt und beim Menschen am geringsten ist.

Bei manchen Tieren geht der Schutzreflex bis zur Selbstverstümmelung (Autotomie). So befreien sich Krabben, Heuschrecken, Eidechsen, wenn ein Glied gefangen ist, durch Abbrechen desselben, und zwar mittels einer noch nicht genau verständlichen reflektorischen Einrichtung (Fredericq).

b. Die Reflexkrämpfe.

Unter abnormen Bedingungen können ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe auftreten, nämlich bei sehr heftiger Reizung, oder nach Einwirkung gewisser Gifte (Strychnin, Opium, vermöge seines Thebaingehaltes) und in pathologischen Zuständen (traumatischer und reumatischer Tetanus, Hydrophobie). Sie bestehen in vorübergehenden tetanischen Kontraktionen einzelner Muskelgruppen oder sämtlicher Körpermuskeln, auf die Einwirkung sensibler Reize. Bei Strychninvergiftung genügt die leiseste Berührung oder Erschütterung, um einen Krampf sämtlicher Muskeln auszulösen, bei welchem durch das Uebergewicht der Strecker die Schenkel extendiert, der Rumpf nach hinten konkav gespannt und der Kopf in den Nacken gezogen wird (Opisthotonus). Verhindert werden diese Reflexkrämpfe durch starke Abkühlung des Rückenmarks (Kunde), ferner durch lebhafte Lufteinblasung bis zur Apnoe (Rosenthal & Leube). Ueber sog. Sehnenreflexe s. S. 149.

Der Strychnintetanus besteht beim Frosche in kurzen rythmisch auftretenden Anfällen (4—12 p. sek), welche auch am Nerven mit dem Kapillarelektrometer nachweisbar sind; Abkühlung des Rückenmarks verlangsamt den Rythmus (Sanderson & Buchanan).

c. Gesetzmäßigkeiten der Reflexe.

Durch Reizung verschiedener Hautbezirke hirnloser Tiere, sowie durch pathologische Beobachtung lassen sich gewisse Gesetzmäßigkeiten der Reflexausbreitung erkennen (Pflüger). Vor allem beschränkt sich der Reflex zunächst auf die gereizte Seite und das gereizte Glied, allgemeiner auf solche Muskelgruppen, deren Nerven aus gleichem Markniveau wie die erregten sensiblen Nerven entspringen. Doppelseitige Reflexe pflegen symmetrisch zu sein, und nie auf der nicht gereizten Seite stärker. Die Ausbreitung der Reflexe auf andere Niveau's als das gereizte geschieht meist kontinuierlich, d. h. es werden keine Muskelgruppen übersprungen; nur die Bewegungsgebiete des Kopfmarks nehmen häufig an Reflexen teil ohne Miterregung der zwischenliegenden Niveau's. Reflexe in fremden Niveau's, z. B. von den Vorderbeinen auf die Hinterbeine oder umgekehrt, treten am isolierten Rückenmark viel weniger leicht ein, als wenn das Kopfmark erhalten ist; dieses letztere enthält also Reflexzentra höherer Ordnung, welche mit allen Rückenmarksniveau's in Verbindung stehen (Owsjannikow u. A.); ähnlich scheinen sich auch die oberen Rückenmarksabschnitte gegenüber tieferen zu verhalten (Rosenthal, Mendelssohn).

Indessen gelten alle hier angeführten sog. Reflexgesetze nur ungefähr. Auch am isolierten Rückenmark werden zuweilen Reflexe auf entfernte Niveau's, und sogar, was den obigen Sätzen ganz widerspricht, gekreuzte Reflexe (Gergens, Luchsinger, Langendorff), z. B. vom linken Hinterbein auf das rechte Vorderbein, beobachtet, namentlich bei solchen Tieren, deren normale Lokomotion mit gekreuztem Zusammenwirken beider Beine (trabartig) geschieht; sie kommen aber auch beim Frosch vor, dessen Bewegungen nicht trabartig sind. Viele geordnete Reflexe sind der normalen Lokomotion ganz entsprechend, z. B. bei Schlangen schlängelnd (Tiegel). Die für den gekreuzten Reflex erforderliche Ueberschreitung der Mittelebene gehört den sensiblen Bahnen an, und erfolgt in der Regel nahe dem Eintrittsniveau, wie sich durch Halbschnitte nachweisen läßt (Guillebeau & Luchsinger).

d. Die Reflexauslösung und die Reflexzeit.

Geordnete Reflexe können durch mechanische, chemische, thermische und elektrische Reizung der Haut ausgelöst werden, und sind meist nach der Reizart verschieden. Reizung der sensiblen Nervenstämme selbst hat nur selten geordnete Reflexe zur Folge, wohl aber, namentlich bei Strychninvergiftung, Reflexkrämpfe. Die Ursache liegt zum Teil darin, daß starke Reizungen die Reflexe hemmen können

(s. unten), größtenteils aber wohl darin, daß der geordnete Reflex auch ein geordnetes Zusammenwirken vieler sensibler Fasern erfordert, wie es dem Tastbilde entspricht, dem der Reflex als Abwehr oder sonstige zweckmäßige Reaktion zugehört.

Jeder Hautreiz muß, um Reflexe zu erzeugen, einen gewissen Schwellenwert überschreiten. Die thermischen und chemischen Reize wachsen ihrer Natur nach allmählich an; bei ersteren, z. B. Eintauchen der Haut in warmes Wasser, nimmt die Haut immer höhere Temperaturen an, bei letzteren, z. B. Eintauchen in verdünnte Säure, wird die chemische Veränderung immer größer. In diesen Fällen tritt der Erfolg erst nach längerer Zeit ein, obgleich offenbar die zur Erregung der Hautnerven erforderliche Einwirkung längst erreicht ist. Entweder also muß ihre Erregung erst eine gewisse Größe erreichen, um im Marke den Reflex auszulösen, oder es ist eine gewisse Dauer der Einwirkung auf das Mark für den Reflex erforderlich. Die chemischen Reize werden häufig benutzt, um durch die Zeit, welche vom Beginn des Eintauchens bis zum Eintritt des Reflexes vergeht (nach Metronomschlägen gemessen), die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks zu bestimmen (Türck'sche Methode), was zulässig ist, wenn in den zu vergleichenden Fällen außerhalb des Rückenmarks alles gleich bleibt.

Bei elektrischen Hautreizen zeigt sich die wichtige Tatsache, daß ein einzelner Induktionsschlag keinen Reflex auslöst, sondern erst eine Reihe von Schlägen, und zwar tritt der Erfolg nach um so weniger Schlägen ein, je stärker dieselben sind; dagegen ist das Intervall der Reize innerhalb gewisser Grenzen ohne Einfluß (Ludwig mit Stirling und Ward). Es findet also eine Summation der Wirkungen auf das Mark statt, und erst diese führt endlich zum Reflexe. Auch bei mechanischen Hautreizen findet Summation statt; so tritt beim Koitus die Ejakulation erst nach längerer mechanischer Reizung des erigierten Penis ein. Bei permanenten sensiblen Einwirkungen, wie thermischen und chemischen, beruht wahrscheinlich die Länge der erforderlichen Einwirkung ebenfalls auf Summation der Erregung im Mark.

Was für die Hautreflexe ermittelt ist, gilt ohne Zweifel auch für viele innere reflexauslösende Reize, z. B. die Spannung der Blase und des Mastdarms bei der Auslösung der entleerenden Akte, die die Geburt einleitenden unbekannten Reize.

Als Reflexzeit (nicht zu verwechseln mit der oben besprochenen Zeit bei der Türck'schen Methode, deren Hauptteil die Zeit der reflexauslösenden Hautveränderung ist) bezeichnet man das Intervall zwischen

dem Anlangen der auslösenden zentripetalen Erregung im Mark und dem Abgang der ausgelösten zentrifugalen. Diese Zeit kann man messen, indem man bei enthirnten Tieren die Zeit zwischen Reiz und Bewegung nach einer der zur Messung der Reaktionszeit (s. unter Gehirn) dienenden Methoden bestimmt, und die Zeit der Leitung in den Nerven, sowie die Latenzzeit der Muskelzuckung in Abzug bringt. Solche Messungen (Helmholtz, Rosenthal, Exner, Wundt u. A.) ergaben Werte von etwa $^1/_{20}$ Sekunde, und weniger; die Reflexzeit wird durch Kälte verlängert, durch Reizverstärkung verkürzt, ebenso durch Strychnin (jedoch gibt Wundt umgekehrt für schwache Reize Verlängerung durch Strychnin an); sie ist ferner größer, wenn der Reflex auf ein anderes Markniveau, und ganz besonders wenn er auf die andere Seite übergeht. Für die einzelnen beim geordneten Reflex beteiligten Muskeln ist die Reflexzeit verschieden (Lombard).

e. Die Irreziprozität der Reflexe.

Für das Verständnis des Reflexvorgangs, d. h. des Uebergangs der Erregung von sensiblen auf motorische Nerven, ist es von großer Bedeutung, wieweit überhaupt im Rückenmark Ueberleitungen von Nerven auf andere stattfinden können. Am besten eignen sich zu solchen Versuchen mit Strychnin oder Opium (S. 265) vergiftete Frösche. Durchschneidet man einem solchen auf einer Seite die hinteren Wurzeln, so gibt Reizung dieser Seite keine Reflexkrämpfe; es findet also keine Ueberleitung von motorischen auf motorische Nerven statt (Joh. Müller). Ferner zeigt der Demarkationsstrom des durchschnittenen Ischiadikus, welcher beim gewöhnlichen Strychninkrampf durch Erschütterung stets negative Schwankung gibt (du Bois-Reymond), keine solche, wenn seine motorischen Wurzeln durchschnitten sind, wohl aber wenn die sensiblen durchschnitten sind; es findet also keine Uebertragung von sensiblen oder motorischen Nerven auf sensible statt (Hermann); die Reflexübertragung ist folglich nicht umkehrbar, sondern irreziprok. Noch direkter läßt sich zeigen, daß zwar Reizung sensibler Wurzeln an motorischen, aber nicht Reizung motorischer an sensiblen negative Schwankung gibt (Bernstein). Die Angabe, daß das letztere der Fall sei (Gotch & Horsley am Warmblüter, Miß Sowton am Frosche), bedarf der Bestätigung.

f. Die Einwirkung des Gehirns auf die Reflexe, und die Reflexhemmung.

Schon oben ist erwähnt, daß die geordneten Rückenmarksreflexe bei erhaltenem Gehirn nicht unfehlbar auftreten. Der Grund liegt vor

Allem in Einwirkungen des Willens, welcher die meisten Reflexe unterdrücken kann. So geschieht das Kratzen einer juckenden Hautstelle nur im Schlafe regelmäßig und wird im Wachen häufig unterdrückt; die Berührung des Augapfels, des Gaumensegels, kann durch Willensanstrengung ohne Lidschluß, resp. Schluckreflex ertragen werden. Jedoch kann der Wille nur solche Bewegungen unterdrücken, welche er auch umgekehrt selbständig hervorrufen kann, z. B. nicht die Pupillenverengerung durch Licht, die Ejaculatio seminis.

Die Rückenmarksreflexe werden aber nach Abtragung des Gehirns nicht allein unfehlbarer, sondern auch stärker, oder es genügt zu ihrer Auslösung ein schwächerer Reiz, resp., bei der Türck'schen Methode, eine kürzere Einwirkungszeit. Zur Erklärung nimmt man an, daß Hemmungsfasern vom Gehirn zu den Reflexapparaten des Marks gehen, welche jedoch von den willkürlichen Hemmungsfasern verschieden zu sein scheinen, da sie nur quantitativ und nicht elektiv auf die Reflexe einwirken. Beim Frosche ist ihr Ursprung im Gehirn einigermaßen nachgewiesen; fällt nämlich der hirnabtrennende Schnitt unterhalb der Lobi optici (welche den Seh- und Vierhügeln höherer Tiere entsprechen), so werden die Reflexe verstärkt, dagegen nicht verändert, wenn er oberhalb der Lobi fällt; Reizung der Lobi optici mit Kochsalzpulver, Galle oder Blut hemmt die Reflexe sehr bedeutend; die Lobi optici enthalten also ein reflexhemmendes Zentralorgan, welchem man beständiges Erregtsein zuschreiben muß (Setschenow). Bei Kröten wird die Umklammerung (S. 264) durch Berührung der Lobi optici sofort unterbrochen (Albertoni). Den Ursprung dieses Tonus suchen Einige in der Erregung der höheren Sinnesnerven, besonders des Optikus, welcher in den Lobi mündet; nach Zerstörung des Optikus und Akustikus fällt indes der Tonus des Hemmungszentrums nach Andern nicht fort, sondern es werden nur die geordneten Markreflexe regelmäßiger, etwa wie nach Abtrennung des Großhirns (Langendorff).

Endlich ist anzuführen, daß jede starke Reizung sensibler Nerven die Rückenmarksreflexe vermindert und unterdrücken kann, auch wenn sie den reflexauslösenden Nerven selbst betrifft (Goltz, Setschenow u. A.). Starke Hautreize können auf diesem Wege die umfangreichsten lähmungsartigen Funktionsstörungen hervorbringen (Brown-Séquard).

5. Automatische Funktionen des Rückenmarks. Zentrale Reize.

Ob unter normalen Umständen das Rückenmark auch automatisch tätig ist, wird bezweifelt. Die nach Abtrennung des Gehirns auf-

tretende spinale Atmung (Kap. IX) und der analoge spinale Gefäßtonus (Kap. VIII) könnten von der Wirkung besonderer Reize hergeleitet werden, welche sich durch den Wegfall des Gehirns erst entwickeln. Der in der Absonderungs- und Verdauungslehre erwähnte Tonus der Sphinkteren kann Reflex sein, zumal er sich durch zunehmenden Druck des Inhaltes verstärkt. Auch der den gewöhnlichen Skelettmuskeln zugeschriebene Muskeltonus beruht, soweit er wirklich vorhanden ist, auf Reflex.

Als Muskeltonus beschrieb man früher eine beständige schwache automatische, vom Nervensystem abhängige Kontraktion sämtlicher Muskeln. Alle gewöhnlich als Beweise für dieses Verhalten angeführten Erscheinungen sind indes auf andere Weise zu erklären, z. B. die Retraktion durchschnittener oder tenotomierter Muskeln (sie tritt auch ein, nachdem vorher der Nerv durchschnitten ist, und beruht einfach auf der Ausspannung der Muskeln über ihre natürliche Länge, S. 126); ferner die Gesichtsverzerrung nach einseitiger Fazialislähmung (erklärt sich ohne Annahme eines Muskeltonus aus dem Verkürzungsrückstand der Muskeln der gesunden Seite, S. 132, und der späteren Degeneration der gelähmten). Daß ferner ein wirklicher automatischer Muskeltonus nicht existiert, wird dadurch bewiesen, daß an einem aus Zentralnervensystem, motorischem Nerven und gespanntem Muskel bestehenden Präparate der Muskel sich nicht im geringsten dadurch verlängert, daß man den Nerven durchschneidet (Auerbach, Heidenhain). Indessen zeigt ein senkrecht aufgehängter Frosch, dessen Gehirn vom Rückenmark getrennt ist, wenn die Nerven des einen Hinterbeins durchschnitten sind, ein schlafferes Herabhängen desselben im Vergleich mit dem unverletzten; dieselbe Erscheinung tritt auch ein, wenn statt des ganzen Plexus ischiadicus nur die hinteren Wurzeln desselben durchschnitten sind; dies beweist, daß die schwache Beugung des unverletzten Beins nicht automatischer, sondern reflektorischer Natur ist, und daß die sensiblen Fasern des Beins den Reflex auslösen (Brondgeest). Diese Kontraktion ist jedoch nachweisbar nur eine solche der Flexoren (Hermann), die ganze Erscheinung also nur eine andere Form der bekannteren, daß auch ein hirnloser Frosch in allen Stellungen die Beine anzuziehen strebt (S. 264), sobald sie überhaupt noch sensible Verbindungen haben (S. 258); im Hängen kann diese Anziehung der Schwere wegen nur in geringem Grade dauernd eingehalten werden. Im Sitzen erschlaffen ohne Zweifel auch die Beuger, sobald die Anziehung der Beine erfolgt ist.

Eine analoge Erscheinung am Kopfe ist die Aufrechthaltung der Ohren beim

Kaninchen; nach Durchschneidung eines Trigeminus sinkt das gleichseitige Ohr zurück (Filehne).

Als Ausgangspunkt des Brondgeest'schen Reflexes wird die Haut angegeben (Cohnstein); jedoch bleibt er auch bei Anästhesie der Haut und nach Enthäutung bestehen (Mommsen); es gibt also zum Mindesten noch andere Ausgangspunkte, z. B. die Muskeln oder die Sehnen (vgl. S. 149). Wahrscheinlich steht die Haltung der Glieder unter beständiger reflektorischer Regulation seitens der beweglichen Teile selbst, und auch der Anstrengungsgrad der Muskeln bei Bewegungen könnte auf diese Art reguliert werden. Vgl. auch Kap. VII unter Muskelgefühl.

Unter abnormen Umständen gerät das Rückenmark leicht in selbstständige Erregung, d. h. es wird durch gewisse Reize erregt, welche man, da sie auf Nerven nicht einwirken, als zentrale Reize bezeichnen kann. Hierhin gehören Hitze, der dyspnoische Zustand (lokal am Rückenmark erzeugbar durch Absperrung der arteriellen Zufuhr, z. B. Abklemmung der Aorta), endlich gewisse Gifte, z. B. Pikrotoxin, Nikotin. Die Wirkungen äußern sich als allgemeine Konvulsionen, Gefäßkrämpfe, Schweißsekretion, Pupillenerweiterung (der sie vermittelnde Halssympathikus hat spinalen Ursprung). Sie bleiben aus, wenn die Reize zu schnell nach Abtrennung des Gehirns einwirken (S. 264).

Der dyspnoische Zustand, z. B. durch Arterienverschluß, wirkt natürlich zuletzt lähmend. Die Zentra der Skelettmuskeln werden bei Anämie des Lendenmarks früher gereizt, ja sogar früher gelähmt, als sich die anämische Reizung der sensiblen Teile (durch Atmungs- und Gefäßreflexe im Vorderkörper) zu erkennen gibt; noch später werden die Gefäßzentra des Marks affiziert; bei Wiederzulassung des Blutes kehren diejenigen Funktionen zuerst wieder, welche zuletzt geschwunden sind (Fredericq & Colson). Die Chloroform-Anästhesie beruht zum Teil auf Lähmung der grauen Substanz des Rückenmarks durch den Giftzutritt, denn sie bleibt im Hinterteil von Fröschen aus, wenn die Gefäße des Lendenmarks zerrissen sind (Bernstein).

Ueber Einfluß der Temperatur, Umsatz, Sauerstoffbedürfnis etc. s. unter Gehirn.

6. Theorie der Rückenmarksfunktionen.

Die hauptsächlichste Rückenmarksfunktion, der Reflex, wurde anfangs von besonderen Nervenfasern hergeleitet, welche, von sensiblen Endorganen ausgehend, das Zentralorgan nur aufsuchen, um daselbst in zentrifugale Richtung umzubiegen. Die hierbei nötige Annahme eines besonderen, ausschließlich für Reflexe bestimmten („exzitomotorischen") Nervensystems wird schon durch die einfachsten Tatsachen widerlegt. Ebenso mußte die Vorstellung, daß die Reflexe auf mangelhafter Isolation der zentripetalen und zentrifugalen Leitungsbahnen im Zentralorgane beruhen, wegen der Regelmäßigkeit und funktionellen Wichtigkeit

der Reflexe aufgegeben werden. Alle Theorien ferner, welche den Reflex als eine Ueberleitung der Erregung von sensiblen auf motorische Fasern auf Grund eines netzförmigen Zusammenhangs beider in der grauen Substanz erklären wollten, wurden durch die Erkenntnis, daß ein solcher nicht existiert, beseitigt. Außerdem sprechen zahlreiche schon angeführte Tatsachen gegen dieselben, vor Allem die Irreziprozität des Reflexes, die Länge der Reflexzeit, die Erscheinungen der Summation.

Die Neuronenlehre führt zu einer relativ einfachen Auffassung der Rückenmarksfunktionen. Der Reflex beruht auf selbständiger Erregung in den motorischen Zellen, zu welcher die einstrahlenden sensiblen Erregungen nur den Anstoß geben. Die Erregung der sensiblen Kollateralen, deren Endbäumchen den Dendriten der motorischen Zellen sehr nahe liegen, übt auf letztere eine auslösende Einwirkung aus; dasselbe kann auch mittelbar durch die Schaltneuronen geschehen, deren Zellen dabei ebenfalls wahrscheinlich eine gewisse selbständige Tätigkeit entfalten. Die vom Gehirn (durch die Pyramidenbahnen) herkommenden motorischen Erregungen wirken offenbar ebenfalls direkt oder indirekt auf die motorischen Neuronen auslösend ein, so daß zwischen Willkürbewegung und Reflex kein prinzipieller Unterschied besteht. Die angeführten Tatsachen (Irreziprozität etc.) erklären sich hiermit befriedigend.

Unerklärt ist bis jetzt die Beschränktheit und die Zweckmäßigkeit des geordneten Reflexes, insofern derselbe im allgemeinen den einwirkenden sensiblen Reiz (Jucken, Schmerz etc.) beseitigt und viele Muskeln geordnet („koordiniert") dabei zusammenwirken. Sicher aber darf angenommen werden, daß die koordinatorischen Einrichtungen im Rückenmark nicht bloß für den Reflex, sondern auch für die zerebralen Auslösungen (Willen, Atmung etc.) benutzt werden, ebenso wie andrerseits die sensiblen Spinalbahnen nicht nur spinale Reflexe auslösen, sondern auch zerebrale, sowie die bewußten Empfindungen.

Da selbst für bloße Niveaureflexe die Neuronübertragung nicht nur im Niveau selbst, sondern auch in höheren Niveau's, ja im Kopfmark erfolgen kann, so spricht man von kurzen und langen Reflexbahnen. Letztere beanspruchen zuweilen kleineren Zeitaufwand als erstere.

Bei der weiten Ausbreitung jeder sensiblen Faser mit ihren Kollateralen, sowie der Schaltneuronen, müßte prinzipiell eine einzelne sensible Faser auf alle Niveau's des Rückenmarks und sogar des Kopfmarks reflexauslösend wirken können, was aber nur bei Erkrankungen oder Vergiftungen (Strychnin) wirklich geschieht. Man kann sich kaum der Annahme entziehen, daß entweder die Leitung in den feinen marklosen Fasern selbst, oder die Ueberleitung zwischen den Neuronenausläufern einen erheblichen

Widerstand findet, welchen Strychnin irgendwie herabsetzt. Für die interneuronale Uebertragung, welche wahrscheinlich durch Aktionsströme erfolgt (S. 252), könnte sogar dieser Widerstand einfach galvanischer Leitungswiderstand sein. Gibt es eine Plastizität der Neuronen (S. 252), so könnte Strychnin auch eine Expansion und somit gegenseitige Näherung der Ausläufer bewirken (Lépine, Duval u. A.).

Für die Zweckmäßigkeit der Reflexe ist ferner von Wichtigkeit, daß willkürliche Reaktionen durch häufige Wiederholung zu unbewußten Reflexen werden, und daß infolge dessen unter veränderten Umständen, z. B. nach Amputationen von Gliedmaßen, neue Reflexe entstehen. Vielleicht sind sogar alle Reflexverbindungen unter Leitung des Bewußtseins erworben, oder wie es auch ausgedrückt wird, „gebahnt", und auch eine Vererbung solcher Erwerbungen ist sehr wohl denkbar. Hinsichtlich der Art, wie das Gehirn die Reflexbahnung bewirkt, könnte höchstens die Möglichkeit angeführt werden, daß häufige Benutzung eines Ueberleitungsweges dessen Widerstand vermindert.

Ganz dunkel ist auch die oben angeführte Koordination. Das Zusammenwirken motorischer Zellen könnte auf räumlicher Nachbarschaft beruhen, welche aber höchstens für beschränkte Niveaureflexe in Frage kommen kann, oder auf koordinierenden Schaltneuronen mit relativ geringem Widerstand, oder endlich auf koordinierenden Fasern der weißen Substanz, von welcher z. B. die nach unten nicht im Querschnitt abnehmenden Reste des Vorderseitenstranges in ihren Verbindungen noch ganz unbekannt sind. Der wirkliche Zusammenhang muß dahingestellt bleiben. Zu den Koordinationseinrichtungen gehört auch die Innervation der Antagonisten (vgl. S. 182).

Die bewußte Empfindung (und die zerebral vermittelten Reflexe im Bereich der Spinalnerven) wird gewöhnlich von den bis zum Gehirn aufsteigenden Fasern der hinteren Wurzeln (S. 257) hergeleitet. Da indes beim Stenson'schen Versuch (S. 149) die Hinterbeine unempfindlich und reflexlos werden, und zwar durch Anämie des Lendenmarks (Schiffer), und bloße Nervenleitung durch Anämie schwerlich gestört wird, so ist es wahrscheinlicher, daß auch die Verbindung zum Gehirn durch die Kollateralen des Niveau's vermittelt wird (Langendorff).

Bezüglich der Reflexhemmung ist es zunächst zweifelhaft, ob die elektive Hemmung durch den Willen und die allgemeine durch die Setschenow'schen Hemmungszentra wirklich so verschiedene Vorgänge sind, als es nach den Versuchen scheint. Die Abtrennungs- und Reizungsversuche sind so roh, daß sie von den wirklichen Vorgängen nur eine höchst ungenaue Vorstellung geben. Möglicherweise sind auch die von den sogenannten Hemmungszentren ausgehenden Hemmungen im Grunde Unterdrückungen einzelner Reflexe, wie die durch den Willen, und nur ihr summarischer Wegfall oder ihre summarische Erregung durch unnatürliche Reize bewirkt jene allgemeine und graduelle Erhöhung und Depression der Reflextätigkeit. Ob der oben S. 264 erwähnte Shock nach Markdurchschneidungen von Reizung von Hemmungsfasern oder sonstiger Schädigung herrührt, weiß man nicht.

Die nächstliegende Annahme zur Erklärung der zerebralen Reflexhemmung wäre diejenige reflexhemmender Fasern, welche in alle Niveau's der grauen Substanz eintreten. Die Art ihrer Einwirkung auf die graue Substanz und die Ganglienzellen bleibt aber unverständlich. Eine andere Annahme (Goltz u. A.) meint, daß jede reflektorische Wirkung eines Zentralorgans durch gleichzeitige andere zentripetale Einwirkungen vermindert werde, und zwar durch größere Inanspruchnahme der vorrätigen Kräfte des

Organs, welche bis zur Erschöpfung, d. h. zum Versagen des Reflexes, gehen könne. Diese Vorstellung ist hergenommen von der reflexhemmenden Wirkung starker sensibler Reizungen (S. 269), und mittels derselben erklären manche die Reflexsteigerung nach Abtrennung der Lobi optici aus dem Wegfall der durch diese Organe vermittelten Einwirkungen des Optikus und anderer Sinnesnerven auf das Rückenmark. Es ist sogar der Versuch gemacht worden, die Reflexhemmung ganz in Abrede zu stellen und auf Innervation antagonistischer Muskeln zurückzuführen (Schlösser).

Die S. 260 erwähnte Hyperästhesie könnte auf dem Wegfall der vom Gehirn kommenden Hemmungsfasern beruhen, welcher den Uebergang der sensiblen Erregung von den Wurzeln durch die graue Substanz auf gewisse sensible Längsfasern begünstigen könnte. Auch andere noch weniger wahrscheinliche Erklärungsversuche sind gemacht worden. Bemerkenswert ist, daß nach einseitigen Markdurchschneidungen auch im Hirngebiete Hyperästhesien auftreten (Nickell).

7. Die Lokalisierung der spinalen Zentra.

Nach dem oben Gesagten enthält das Rückenmark die nächsten Zentra (Niveauzentra) für sämtliche Organe des Rumpfes und der Extremitäten, und diese Zentra sind teils zu reflektorischer, teils zu zerebraler Reizung bestimmt, lassen sich aber auch direkt durch die S. 271 genannten Reize in Aktion setzen. Im Allgemeinen liegen dieselben im Niveau des Ursprungs der betreffenden Nerven oder etwas höher; so daß z. B. Bewegungs-, Gefäßverengerungs-, Gefäßerweiterungs- und Schweißsekretionszentra einer Extremität nahezu an gleicher Stelle sich finden. Direkte oder reflektorische Reizung des isolierten Rückenmarks setzt alle diese Tätigkeiten in Gang. Aus der speziellen Topographie der Niveauzentra kann angeführt werden, daß die Halsregion hauptsächlich für die Brustorgane, Atemmuskeln und obere Extremität bestimmt ist; an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark liegen Zentra für den Halssympathikus, dessen Bewegungs-, Gefäß- und Sekretionsfasern hauptsächlich zum Kopfe gehen (Centrum ciliospinale, Budge; vgl. auch unten beim Sympathikus); der Brustteil scheint hauptsächlich außer der Rippenmuskulatur die Baucheingeweide motorisch und vasomotorisch zu beherrschen (Ursprung des Splanchnikus); der Lendenteil die unteren Extremitäten und die Beckenorgane. Für den Sphinkter ani ist das Zentrum beim Hunde am untern Drittel des 5. Lendenwirbels, beim Kaninchen zwischen 6. und 7. Lendenwirbel gefunden worden (Budge, Giannuzzi, Masius); für den Blasenverschluß unmittelbar darunter (Masius). Mit isoliertem Lendenmark können Hündinnen konzipieren und gebären (Goltz). Beim Menschen liegt das Centrum ano-vesicale im Sakralmark (Quincke & Kirchhoff, Sarbó).

III. Das Gehirn und seine Nerven.

1. Anatomische Vorbemerkungen.

Das Gehirn ist als eine obere Fortsetzung des Rückenmarks zu betrachten, welche jedoch im Bau mannigfach modifiziert ist. Diese Modifikationen führen zur Entstehung besonderer Organe, welche dem Rückenmark gegenüber in den oberen Wirbeltierklassen immer mächtiger hervortreten, bis beim Menschen das Rückenmark nur noch wie ein an Masse zurücktretender Anhang des Gehirns erscheint.

a. Allgemeines über die Fortsetzung der Rückenmarksbestandteile.

Im Kopfmark*) ist, wie schon sein Name andeutet, die Rückenmarksformation noch ziemlich deutlich erhalten. Weiter nach oben kann diese Formation nur noch an der Hand der Nervenursprünge verfolgt werden, da die Hirnnerven, mit Ausnahme des Olfaktorius und des Optikus, eine Fortsetzung der Spinalnerven darstellen. Soweit die Rückenmarksformation noch deutlich ist, pflegt man die Teile als Hirnstamm zu bezeichnen. Derselbe besteht aus gewissen Abschnitten des Kopfmarks und der Brücke.

Beim Uebergang des Rückenmarks in das Kopfmark bricht der Zentralkanal am Calamus scriptorius nach hinten durch und bildet an der hinteren Oberfläche eine flache Grube, die Rautengrube. Die den Zentralkanal umgebende graue Substanz begibt sich gleichfalls zur hinteren Oberfläche und liegt nunmehr am Boden der Rautengrube, die bisherigen Hinterhörner nach außen von der Fortsetzung der Vorderhörner. Die Auseinanderdrängung der Hinterhörner, welche dabei ein gestieltes Aussehen annehmen (*g*, Fig. 120), wird dadurch eingeleitet, daß in den stark zunehmenden Funiculi graciles und cuneati ebenfalls graue Kerne auftreten (Nucleus gracilis und cuneatus), welche nach Vollendung der dorsalen Lagerung zwischen Vorder- und Hinterhornrest zu liegen kommen (Fig. 120, 121). Weiter nach oben werden die grauen Massen der Vorder- und Hinterhörner durch zerstreuter liegende sog. Kerne der Hirnnerven ersetzt. Dieselben erstrecken sich auch noch längs der vorderen, wiederum geschlossenen Fortsetzung des Zentralkanals, nämlich des Aquaeductus Sylvii. Entsprechend der nunmehrigen Anordnung der grauen Substanz liegen die Ursprünge der motorischen Hirnnerven oder Hirnnervenwurzeln median von den sensiblen. Ein Teil des Vorderhorns wird durch die Pyramidenkreuzung vom Reste abgeschnürt (Fig. 120), und löst sich allmählich in Retikularformation auf, mit Ausnahme eines als Seitenkernstrang (*n. l.* Fig. 121, 122) bezeichneten kompakteren Restes.

*) Diese von Goltz vorgeschlagene Bezeichnung wird in diesem Werke durchweg statt der schleppenden älteren, verlängertes Mark, Medulla oblongata, benutzt.

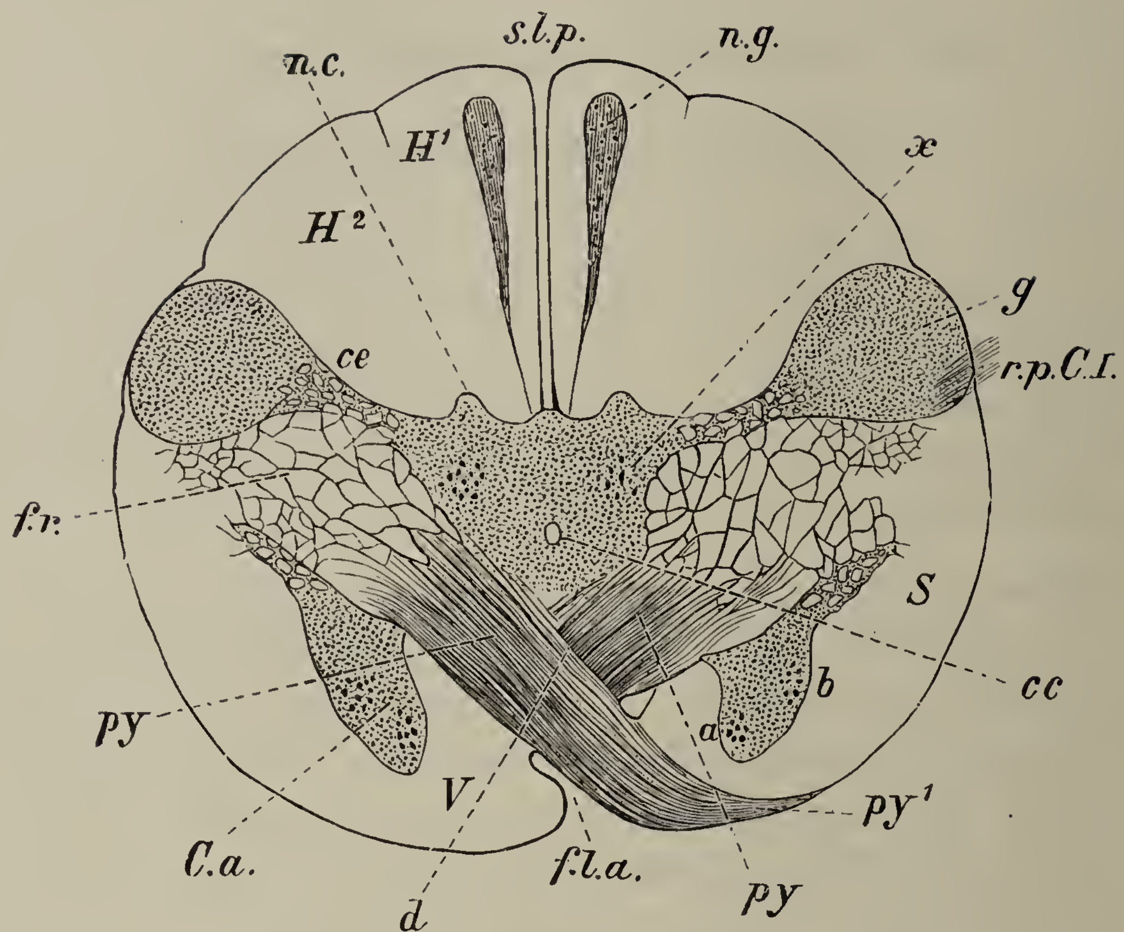


Fig. 120.

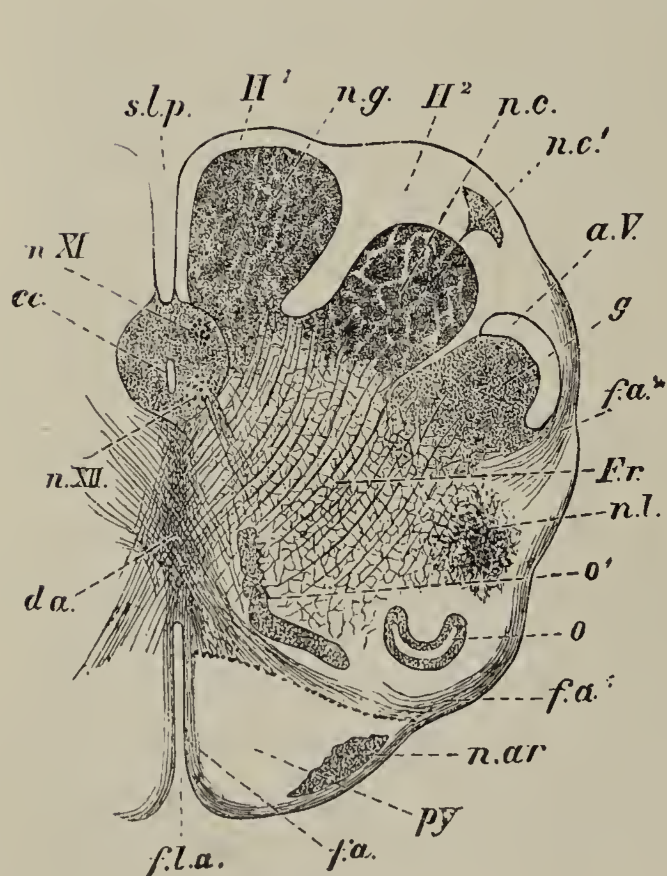


Fig. 121.

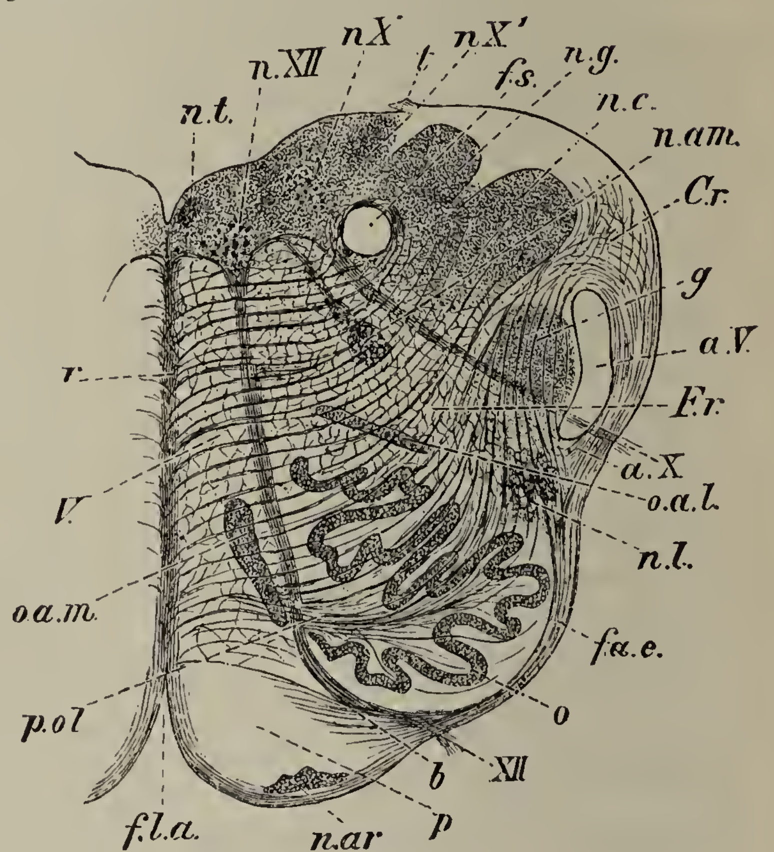


Fig. 122.

cc Zentralkanal. $f.\,l.\,a.$ Fissura longitudinalis anterior. $s.\,l.\,p.$ Sulcus longit. post. g Kopf und $c\,e$ Hals des Hinterhorns. $n.\,g.$ Nucleus funiculi gracilis. $n.\,c.$ Nucleus funiculi cuneati. $n\,c'$. Nucleus ext. funic. cuneati. $C.\,a.$ Vorderhorn. $n.\,l.$ Nucleus funiculi lateralis. $n.\,ar.$ Nucleus funiculi anterioris. o. Olive (in Fig. 121 beginnend). o^1 und $o.\,a.\,m.$ Innere Nebenolive. $o.\,a.\,l.$ Aeußere Nebenolive. H^1 Funiculus gracilis H^2 Funiculus cuneatus. S Seitenstrang. V Vorderstrang. d Decussatio pyramidum. p, py, py^1 Pyramidenstrang und Pyramidenbündel. X, XI, XII N. vagus, accessorius und hypoglossus, $n.\,X$, $n.\,XI$, $n.\,XII$ deren Kerne. $a.\,V.$ Aufsteigende Trigeminuswurzel. $C.\,r.$ Corpus restiforme. $f.\,s.$ Solitäres oder sog. Respirationsbündel des N. vagus. $r.$ Raphe. $f.\,a.$, $f.\,a.\,e.$, $f.\,a^1$, $f.\,a^2$ Fibrae arciformes. $F.\,r.$, $f.\,r.$ Formatio reticularis.

Außer den Fortsetzungen der grauen Substanz des Rückenmarks treten nun aber neue selbständige graue Formationen auf, namentlich die Oliven, das Kleinhirn, die Vierhügel und die Sehhügel. Zu ihnen begeben sich zum Teil die weißen Longitudinalstränge des Rückenmarks, außerdem aber tritt ein Teil der Hirnnerven, besonders der Optikus und Akustikus, zu ihnen in direkte Beziehungen, und weicht insofern von dem Schema der Spinalnerven wesentlich ab.

Die Fig. 120—122 (nach Schwalbe) erläutern das Verhalten der grauen Substanz im Kopfmark. Fig. 120 ist ein 6 mal vergrößerter Querschnitt durch die untere Pyramidenkreuzung am Uebergang zwischen Med. spinalis und oblongata; Fig. 121 und 122 4 mal vergrößerte Schnitte höher oben, im Gebiete der oberen Pyramidenkreuzung und durch die Mitte der Oliven.

Von den weißen Rückenmarkssträngen gehen zunächt die Pyramiden-Vorder- und -Seitenstrangbahnen in die vorn (unten, ventral) gelegenen Pyramiden des Kopfmarks über, nachdem letztere sich bündelweise gekreuzt haben (Fig. 120), wobei sie steil nach vorn umbiegen („untere“ Pyramidenkreuzung). Die Pyramidenkreuzung stellt gleichsam eine mächtige Entwicklung des Systems der vorderen Kommissur dar, und es ist individuell sehr verschieden, wieviel Pyramidenfasern hier oben schon sich kreuzen und in die Seitenstränge übergehen, und wieviel zunächst in den Vordersträngen bleiben und erst weiter unten in der vorderen Kommissur Kreuzung und Uebergang in die Seitenstränge vollziehen (vgl. S. 254). Weiter aufwärts gehen die Pyramidenfasern durch die Brücke in die Großhirnstiele über; während des Verlaufs durch die Brücke werden sie durch die Einschiebung transversaler, vom Kleinhirn stammender Fasern immer mehr zerklüftet (Retikulärformation), und zugleich durch Umbiegung und Beimischung eines Teiles dieser Fasern bedentend verstärkt. Die Pyramidenbahnen sind also Bahnen zum (resp. vom) Großhirn, und die Mächtigkeit der Pyramiden, sowie der entsprechenden ventralen Hirnstielabteilung (Hirnschenkelfuß, Basis pedunculi) geht in der Tierreihe ungefähr der Entwickelung des Großhirns parallel.

Die Kleinhirn-Seitenstrangbahn geht durch das Corpus restiforme in den Pedunculus cerebelli über und endigt wahrscheinlich größtenteils in der Kleinhirnrinde.

Die Funiculi graciles und cuneati mit ihren grauen Kernen (s. oben) nehmen äußerlich, median von den vorigen, denselben Verlauf in die Pedunculi cerebelli, scheinen aber nicht wirklich mit ihren Fasern in das Kleinhirn überzugehen. Die Zellen dieser Kerne werden von den Endbüscheln aufsteigender sensibler Fasern erreicht, und scheinen Nervenfortsätze bis zur Großhirnrinde zu entsenden.

Die Reste des Vorderseitenstrangs lassen sich im Kopfmark über den Pyramiden, medial von den Oliven, in die Brücke, und weiter in die Haube des

Hirnstiels (Tegmentum pedunculi) verfolgen, durch welche sie in den Sehhügel eintreten; ein Teil kommuniziert durch die sog. untere Schleife mit den hinteren Vierhügeln.

Als Haubenregion bezeichnet man, im Gegensatz zur ventralen oder Pyramidenregion, die dorsale Abteilung des Hirnstammes, d. h. des Kopfmarks, der Brücke, der Pedunculi (Haube im engeren Sinne), und die Regio subthalamica. Sie enthält demnach die Fortsetzungen des Rückenmarksgraus am Boden der Rautengrube und um den Aquaedukt, und verschiedene andere graue Massen, wie die Oliven, die grauen Massen der Formatio reticularis der Brücke, die sog. oberen Oliven, den Haubenkern, das Corpus subthalamicum und die graue Bodenkommissur (Corpora mamillaria, Tuber cinereum). Bau und Verbindungen dieser Teile, über welche noch wenig Uebersichtliches gesagt werden kann, müssen hier übergangen werden.

b. Speziellerer Ursprung der Hirnnerven.

Von den grauen Kernen der Hirnnerven (s. oben) liegen die des 12., 11., 10., 9. und teilweise des 8. im Bereich des Kopfmarks, die des 8. (zum Teil), des 7., 6. und 5. im Bereiche der Brücke, die des 4., 3. und zum Teil des 2. im Mittelhirn (Vierhügel, Aquaedukt). Die erstgenannten Kerne sind, soweit der Zentralkanal noch geschlossen ist, noch als vordere (Hypoglossus) und hintere (Accessorius vagi), oberhalb des Kalamus dagegen (vgl. oben) als mediale (Hypoglossus) und laterale (Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Acusticus) angeordnet. Die sensiblen Hirnnerven haben ihre Neuronzellen zum Teil in den äußeren Ganglien, welche den Spinalganglien völlig entsprechen; die sog. sensiblen Kerne scheinen die Analoga des Nucl. gracilis und cuneatus (s. oben) zu sein.

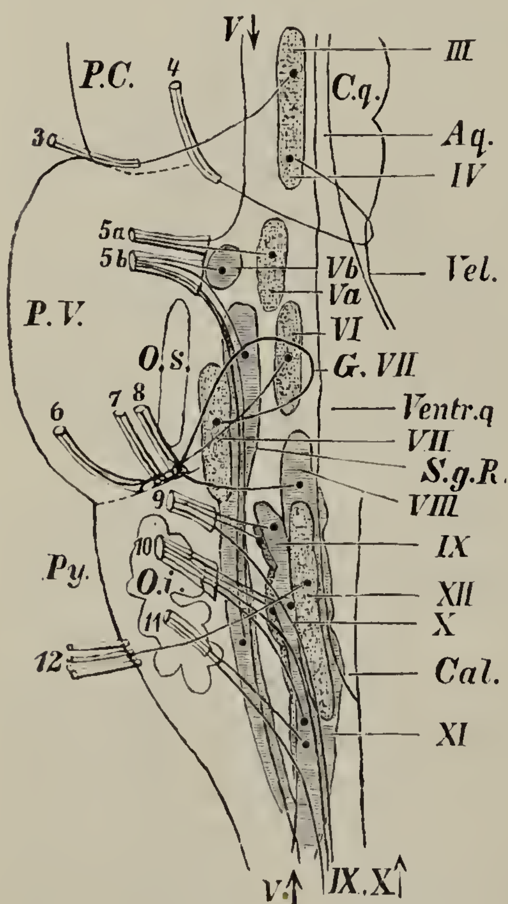


Fig. 123.

Fig. 123 stellt schematisch die Lage der Kerne im durchsichtig gedachten Zentralorgan, von der Seite gesehen, dar; die medialen motorischen sind punktiert, die lateralen sensiblen schraffiert dargestellt. Die Kerne sind mit den Nummern ihrer Nerven (römisch) bezeichnet, ebenso die Nerven selbst (arabisch), in denen jede Fasergattung nur durch eine Linie bezeichnet ist. Ferner bedeutet *P. C.* Pedunculus cerebri, *C. q.* Corpora quadrigemina, *Vel.* Velum medullare, *P. V.* Pons Varolii, *Ventr. q.* Ventriculus quartus, *Aq.* Aquaeductus Sylvii, *Cal.* Calamus scriptorius, *Py.* Pyramide, *O. s.*, *O. i.* Oliva sup. und inf.

1. Hypoglossus (*XII.*). Er entspringt aus einem langgestreckten Kern mit Zellen nach Art derjenigen der Vorderhörner, dieser liegt anfangs vor dem Zentralkanal

(Fig. 121), vom Calamus ab median dicht unter dem Boden der Rautengrube (Fig. 122, 123). Andere behauptete Ursprünge von Hypoglossusfasern, sowie teilweise Kreuzung, sind noch streitig. Beim Frosche ist der Hypoglossus erster Spinalnerv.

2. Accessorius (*XI.*). Die spinale Abteilung (Accessorius spinalis) entspringt aus dem Vorderhorn und Seitenhorn des ganzen Halsmarks, die Fasern verlaufen eine Strecke im Seitenstrang aufwärts und treten in einer Anzahl von Fäden zwischen den vorderen und hinteren Zervikalwurzeln aus. Die obere Abteilung (Accessorius vagi) entspringt zuerst aus der grauen Substanz hinter dem Zentralkanal (Fig. 121), dann aus dem gemeinsamen Kern der folgenden Nerven in der Ala cinerea.

3. Vagus (*X.*) entspringt (zu einem kleinen Teil gekreuzt) aus einem lateralen, unter der Ala cinerea liegenden sensiblen Kern (*N. X*, Fig. 122, *X*, Fig. 123). Ventral von diesem liegen vereinzelte größere Zellen, von denen ein Teil der Fasern entspringt und welche Einige als motorischen Vaguskern auffassen. Das Ganglion vagi entspricht den Spinalganglien. Bei Vögeln degenerieren nach Durchschneidung auch Fasern im oberen Stumpf, anscheinend zentripetale Fasern, welche im Gangl. thoracicum ihr Spinalganglion haben (Langley).

4. Glossopharyngeus (*IX.*), beim Frosche ein Ast des Vagus, enspringt, ebenfalls zum Teil gekreuzt, aus einer unmittelbar an die sensiblen und motorischen Vaguskerne sich anschließenden oberen Fortsetzung derselben. Ein Teil der Fasern entspringt aus einem aus dem Halsmark aufsteigenden, bis an den Phrenikusursprung verfolgbaren Bündel (Funiculus respiratorius s. solitarius, *f. s.*, Fig. 122, *IX*↑ Fig. 123), welches auch an den Vagus Fasern abgibt. Auch der Glossopharyngeus hat ein Spinalganglion.

5. Acusticus (*VIII.*) entspringt mit einer hinteren, feinfaserigen und einer vorderen Wurzel mit stärkeren Fasern. Erstere setzt sich aus zwei Bündeln zusammen, welche den Pedunculus cerebelli zwischen sich nehmen; das äußere derselben ist im wesentlichen die Fortsetzung der sog. Striae acusticae, welche quer über den Boden der Rautengrube laufen, und deren zentraler Ursprung unbekannt ist; das innere entspringt aus dem in der Gegend des Tuberculum acusticum liegenden Hauptkern des Akustikus. Die vordere Wurzel empfängt einen Teil ihrer Fasern durch den Pedunculus cerebelli (Corpus restiforme) aus dem Kleinhirn, die übrigen aus einem zweiten, lateralen Akustikuskern (Deiters'scher Kern), mit größeren Zellen als der Hauptkern; wahrscheinlich aber stammen die Fasern aus dem Lateralkern der gegenüberliegenden Seite. Andere (v. Monakow) betrachten den Deiters'schen Kern als Ursprung eines Teils der Vorderseitenstrangbahn (vgl. unten Fig. 125). Das Spinalganglion des Ram. cochleae ist das sog. Ganglion spirale in der Scala ossea der Schnecke; seine Zellen haben den embryonalen bipolaren Typus (van Gehuchten, vgl. S. 257); das Spinalganglion des Ram. vestibuli ist noch nicht sicher festgestellt. Der Nervus intermedius Wrisbergii, welcher wesentlich dem Facialis zugehört (er soll dessen sekretorische und Geschmacksfasern, besonders also die Fasern der Chorda tympani, Vulpian, enthalten), entspringt wahrscheinlich aus einem dritten, lateral von der vorderen Wurzel gelegenen sog. Akustikuskern.

6. Facialis (*VII.*) entspringt vor den Striae acusticae aus einem großzelligen Kern, welcher tiefer liegt als der Akustikuskern; auch letzterer gibt nach vielen Autoren dem Facialis Fasern ab. Die Angabe, daß der Facialis auch absteigende Fasern durch den Pedunculus cerebri aus dem Großhirn empfängt, wird bestritten. Er

geht zuerst dorsalwärts und bildet dann, ventral umbiegend, das sog. innere Knie (*G. VII*, Fig. 123); sein Austritt erfolgt zum Teil gekreuzt. Das Gangl. geniculi soll das Spinalganglion des zentripetalen Anteils sein (Dixon).

7. Abducens (*VI.*) entspringt aus einem dem Fazialiskern nahen und ähnlichen Kern (*VI*, Fig. 123); die Fasern gehen jedoch direkt ventralwärts. Eine Kreuzung findet nicht statt, wie Exstirpationsversuche bestätigen (Gudden).

8. Trigeminus (*V.*). In der Austrittsebene des Trigeminus liegen, unter dem vorderen Teil des Bodens der Rautengrube, entsprechend der sog. Substantia ferruginea (deren pigmentierte Ganglienzellen übrigens mit dem Trigeminusursprung nichts zu tun haben), zwei Trigeminuskerne, ein mehr medialer motorischer (*Va*, Fig. 123) mit großen Ganglienzellen, und ein mehr lateraler sensibler (*Vb*) mit kleinen Zellen. Die kleinere motorische Wurzel *5a* des Trigeminus entspringt zum Teil aus dem motorischen Kern (von diesen Fasern scheint ein Teil gekreuzt zu sein), zum Teil aber aus dem sog. absteigenden Trigeminusbündel (*V*↓, Fig. 123); sein Ursprung reicht längs des Aquädukts bis an die oberen Vierhügel hinauf, und besteht aus vereinzelten blasenförmigen Ganglienzellen. Die größere sensible Wurzel *5b* hat 3 Ursprünge: a) größtenteils aus der sog. aufsteigenden Trigeminuswurzel (*a. V.* Fig. 121, 122, *V*↑, Fig. 123), welche sich längs der Hinterhörner bis in die Mitte des Halsmarks verfolgen läßt, mit unbekanntem Ursprung, vielleicht aus der Subst. gelatinosa Rolandi (S. 254), welche ihr dicht anliegt (*S. g. R.*, Fig. 123); sie entspricht anscheinend den absteigenden Zweigen der sensiblen Spinalnerven; b) aus dem sensiblen Kern; c) aus dem Kleinhirn durch den Bindearm (Proc. cerebelli ad corpora quadrigemina). Die sensible Wurzel hat ein Spinalganglion (G. Gasseri).

9. Trochlearis (*IV.*) und

10. Oculomotorius (*III.*) entspringen aus großzelligen Kernen der hinteren und mittleren Vierhügelgegend am Aquädukt (*III.*, *IV.*, Fig. 123). Während der Okulomotorius, den Pedunkulus durchbohrend, an dessen unterer Fläche dicht an der Brücke austritt, geht der Trochlearis nach oben, durchbohrt das Dach des Aquädukts, sich dabei kreuzend, und schlingt sich, ähnlich dem Tractus opticus, um den Pedunkulus herum nach unten. Nach Reizversuchen (Exner) soll aber diese äußere Kreuzung, welche in ihrer Vollständigkeit fast ohne Analogie ist, nur scheinbar sein; dagegen wird sie auf Grund von Exstirpationsversuchen aufrecht erhalten (Gudden).

11. Opticus (*II.*). Der Tractus opticus entspringt teils vom äußeren Kniehöcker und dem Sehhügel, teils vom inneren Kniehöcker und dem vorderen Vierhügelganglion. Um die Pedunculi cerebri herumbiegend, bilden die Traktus das Chiasma, in welchem beim Menschen eine halbe, bei Tieren eine halbe bis totale Kreuzung stattfindet. Ein Teil der Traktusfasern geht am hinteren Rande des Chiasma von einer Seite auf die andere über, bildet also eine bloße Kommissur beider Seiten, wahrscheinlich der inneren Kniehöcker. Das Spinalganglion wird durch die Ganglienschicht der Netzhaut repräsentiert; jedoch degeneriert nach Durchschneidung auch das peripherische Ende.

12. Olfactorius (*I.*). Der Tractus olfactorius des Menschen stellt ein sehr reduziertes Analogon des Riechlappens der Tiere dar, ist also ein besonderer Großhirnteil, von welchem die Nervi olfactorii (jederseits etwa 20) entspringen, und auf dessen komplizierten Bau hier nicht eingegangen werden kann. Zusammenhänge sind

nachgewiesen: mit der Rinde des Gyrus uncinatus und Gyrus cinguli, mit dem Mark des Stirnlappens und mit der vorderen Großhirnkommissur.

c. Selbständige graue Massen des Hirnstamms.

Die grauen Massen, welche nicht als Fortsetzungen des Rückenmarkgraus betrachtet werden können, sind in ihrem Bau und ihren Verbindungen so verwickelt und zum Teil noch dunkel, daß hier nur einige Andeutungen, und nur über die hauptsächlichsten dieser Körper, gegeben werden können.

1. Die Oliven und Nebenoliven (Fig. 121 u. ff.) sind graue Massen des Kopfmarks, welche hauptsächlich durch die Corpora restiformia mit dem Kleinhirn in Verbindung stehen.

2. Die grauen Massen des Kleinhirns bilden teils die Rinde desselben, teils eine Anzahl zentraler Kerne (Nucleus dentatus, Embolus, Kugelkern, Dachkern). Die Rinde besteht hauptsächlich aus einer inneren Körnerschicht, an welche nach außen sich eine einfache Lage großer keulenförmiger Ganglienzellen (Purkinje'sche Zellen) anschließt, welche einen Axenzylinderfortsatz in die Tiefe, verzweigte und dicht mit Börstchen besetzte Protoplasmafortsätze nach der Oberfläche aussenden; die oberflächlichste graue Schicht ist feinkörnig und enthält außer den eben genannten Fortsätzen eine Lage feiner Nervenfasern und vereinzelte kleine Zellen. Die zentralen Kerne enthalten ebenfalls multipolare Ganglienzellen, die größten im Kugel- und Dachkern. In das Kleinhirn sind außer den Kleinhirnseitensträngen hauptsächlich verfolgt: die Brückenschenkel und die Corpora restiformia zur Rinde, die Bindearme und die mit ihnen gehende Trigeminuswurzel zum Nucleus dentatus und (zweifelhaft) zur Rinde, die innere Abteilung der Kleinhirnstiele und die Kleinhirnwurzel des Akustikus zum Dachkern.

3. Die Vierhügel enthalten graue Massen: a) in der Umhüllung des Aquädukts (Kerne verschiedener Hirnnerven, s. oben); b) die hinteren Vierhügelganglien; sie stehen in Verbindung: durch die untere Schleife mit Vorderseitenstrangfasern, ferner durch die sog. Seitenarme mit der zur Vierhügelformation zu rechnenden grauen Substanz des inneren Kniehöckers; weitere Verbindungen sind zweifelhaft; c) die komplizierter gebauten vorderen Vierhügelganglien, welche hauptsächlich mit dem Tractus opticus, wahrscheinlich auch mit den Kernen der motorischen Augennerven, ferner durch die obere Schleife mit der Haubenregion, endlich wahrscheinlich mit der Großhirnrinde in Verbindung stehen.

4. Die Sehhügel enthalten folgende graue Massen: a) die graue Umgebung des dritten Ventrikels mit der Commissura mollis, b) die grauen Kerne des eigentlichen Sehhügels; c) die graue Substanz des äußeren Kniehöckers. Verbindungen sind nachgewiesen: zur Haubenregion, zum Sehnerven und zu zahlreichen Teilen der ganzen Großhirnrinde.

d. Das Großhirn.

Die Großhirnrinde bildet einen in Gestalt der Sulci und Gyri gefalteten Mantel, welcher verschiedene Schichten unterscheiden läßt. Auf eine äußere zellenarme Schicht, welche zu äußerst aus einem dichten Plexus feiner markhaltiger Nervenfasern besteht, folgt eine Schicht kleiner, und dann eine solche großer Pyramidenzellen, d. h. kegelförmiger, senkrecht zur Oberfläche gestellter multipolarer Ganglienzellen (die größten bis $^1/_8$ mm Länge), welche einen Axenzylinderfortsatz in die Tiefe, und Protoplasmafortsätze nach den Seiten aussenden; letztere sind dicht mit feinen Seitenbörstchen besetzt. Zu innerst folgt, an das Mark grenzend, eine Schicht kleiner körnerartiger Zellen. Die Ausbildung und Anordnung dieser Schichten zeigt in den einzelnen Rindenregionen lokale Verschiedenheiten. Die sog. Vormauer (Claustrum, *V* in Fig. 124) ist nur ein abgeschnürter Rindenteil.

Bei den niederen Wirbeltieren, und bei allen im ersten Embryonalstadium, stellt das Großhirn eine paarige Ausstülpung der vorderen Hirnblase dar, welche das übrige Gehirn an Mächtigkeit kaum übertrifft. Bei den Reptilien und Vögeln gewinnt es eine stärkere Ausbildung, wie sich namentlich durch Vergleichung mit dem der Körpermasse ungefähr proportional bleibenden Mittel- und Zwischenhirn (Vier- und Sehhügel) ergibt, und beginnt letzteres zu überwachsen. Bei den Säugetieren setzt sich dieser Vorgang fort, und es entwickeln sich nun die Kommissurensysteme des Balkens (den Monotremen und Marsupialien noch fehlend) und des Gewölbes. Ferner knickt sich das Gehirn gegen das Rückenmark nach vorn um. Vor allem aber nimmt die relative Menge der grauen Substanz, sowohl in den Hirnganglien (Streifenhügel und Linsenkern), als namentlich in der Rinde mächtig zu, indem letztere, durch Faltung zu Furchen und Windungen, mehr Oberfläche und dadurch mehr Raum für die graue Substanz gewinnt. Unter den Furchen ist die Fossa Sylvii, welche seitlich und unten den Schläfenlappen vom Stirnlappen trennt, die konstanteste, bei vielen Säugetieren (Mus, Talpa, Sorex, Chiropteren) ist sie die einzige; andere (Lepus, Cavia, Castor etc.) zeigen außerdem einige longitudinale Furchen und Gyri an der Konvexität. Auf einer höheren Stufe (Canis) wird die Fossa Sylvii von drei konzentrischen Furchen umzogen; dadurch werden vier Urwindungen (vgl. unten Fig. 127) gebildet, aus deren Rinde die Pyramidenfasern hervorgehen, und in welchen auch die sensiblen Fasern aus dem Nucleus gracilis und cuneatus, sowie Fasern aus dem Kleinhirn zu enden scheinen. Zugleich tritt am Vorderhirn eine quere Furche auf, die von der oberen Längsspalte ausgeht (Fossa Rolandi oder Sulcus cruciatus, Fig. 126) und von der vierten Urwindung umbogen wird. Bei vielen anderen windungsreicheren Säugetierhirnen sind die Urwindungen schwerer zu erkennen. Auf die komplizierten Windungen des menschlichen Gehirns und ihre Benennung kann hier nicht eingegangen werden. Die höchste Entwicklung erreicht das Großhirn bei den anthropoiden Affen und namentlich beim Menschen, sowohl

durch Gewicht und Windungsreichtum, wie namentlich durch die Entwicklung eines das Kleinhirn völlig bedeckenden Hinterhauptslappens. Der Sulcus cruciatus ist hier in die Scheitelgegend verschoben.

Die Markmassen des Großhirns lassen folgende Formationen unterscheiden:

1. Die im allgemeinen radialen Verbindungen zwischen der Rinde und den tieferen Gebilden, das sog. Stabkranzsystem. Die Fasern des Hirnschenkelfußes treten zwischen Sehhügel und Linsenkern, durch die sog. innere Kapsel (*c. i.*, Fig. 124) in das Hemisphärenmark ein, und bilden den Stab-

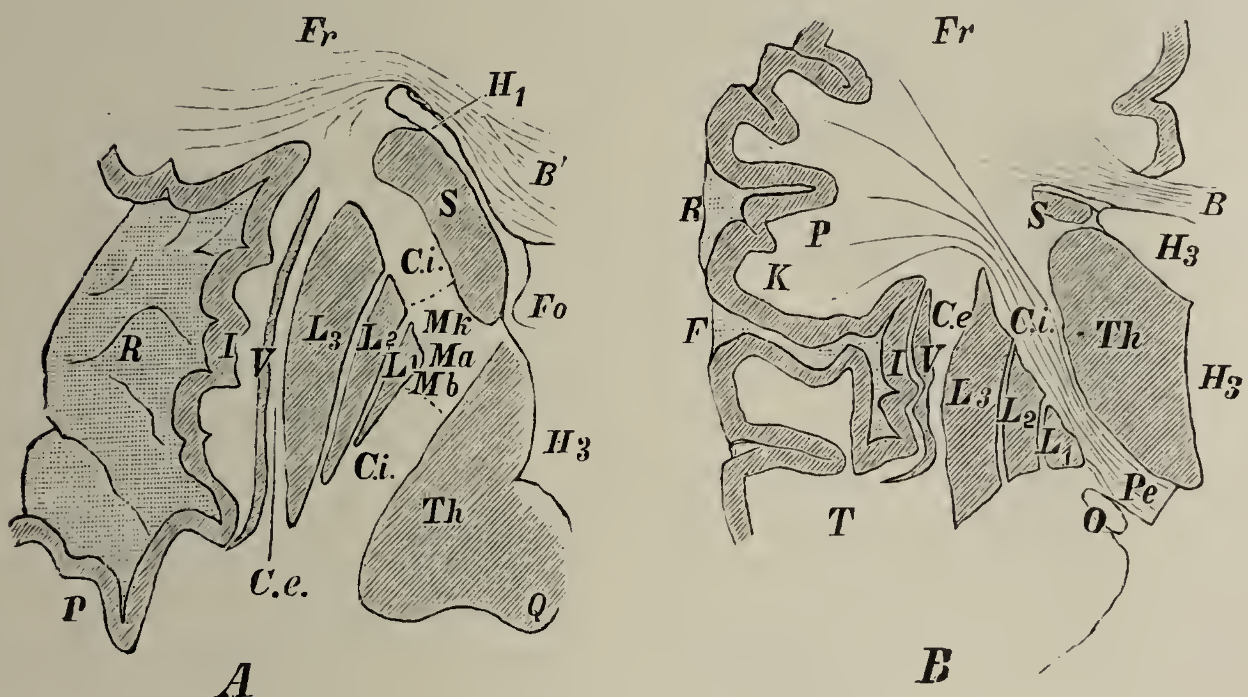


Fig. 124.

A Horizontalschnitt, *B* Frontalschnitt durch die linke Hemisphäre in der Gegend der Großhirnganglien. *R* Von der Oberfläche gesehene, nicht durchschnittene Hirnteile. *F* Fossa Sylvii. *I* Insula Reilii. *K* Klappdeckel. *V* Vormauer. *Fr* Mark des Stirnlappens, *P* des Scheitellappens, *T* des Schläfenlappens. *C. e.* Aeußere Kapsel. *C. i.* Innere Kapsel. *Pe* Fuß des Pedunculus. H_1 Seitenventrikel. H_3 Mittlerer Ventrikel. *B* Balken. *B'* Balkenknie. *Fo* Fornix. *S* Streifenhügel. $L_{1\ 2\ 3}$ Die 3 Glieder des Linsenkerns. *Th* Thalamus. *Q* Vierhügel. *O* Tractus opticus. *M k, a, b* Motorische Bahnen für Kopf, Arm und Bein im Knie der inneren Kapsel.

kranz; sie enthalten hauptsächlich die Pyramidenfasern und die ihnen beigemischten Fasern aus dem Kleinhirn (s. oben). Ferner ist die Großhirnrinde mit dem Sehhügel sowohl durch Fasern der inneren wie durch solche der äußeren Kapsel verbunden (letztere zur Insel gehend). Auch zur Haube sind Verbindungen nachgewiesen. Endlich sind wahrscheinlich, aber nicht sicher, Verbindungen zwischen Rinde und Großhirnganglien (Linsenkern und Streifenhügel) vorhanden. Diese letzteren kommunizieren ihrerseits mit dem Hirnschenkelfuß, und zwar der Linsenkern direkt, der Streifenhügel wahrscheinlich durch Vermittelung des Linsenkerns, und zwar der beiden inneren, auch als Globus pallidus bezeichneten Glieder desselben. Seitdem ihre Verbindungen mit der Rinde zweifelhaft geworden sind, werden die Großhirnganglien, etwa mit Ausnahme des Globus pallidus, meist als isolierte Homologa der Rinde selbst aufgefaßt.

2. Die Verbindungen von Rindenbezirken unter einander. Man unter-

scheidet: a) unilaterale Verbindungen verschiedener Rindengebiete, sog. Assoziationssysteme (*a*, Fig. 125); b) bilaterale Verbindungen symmetrisch gelegener, vielleicht auch unsymmetrischer Rindengebiete, sog. Kommissurenfasern, durch den Balken und die Commissura anterior verlaufend, teils symmetrisch (*b*), teils zugleich assoziierend, also gekreuzt (*b′*).

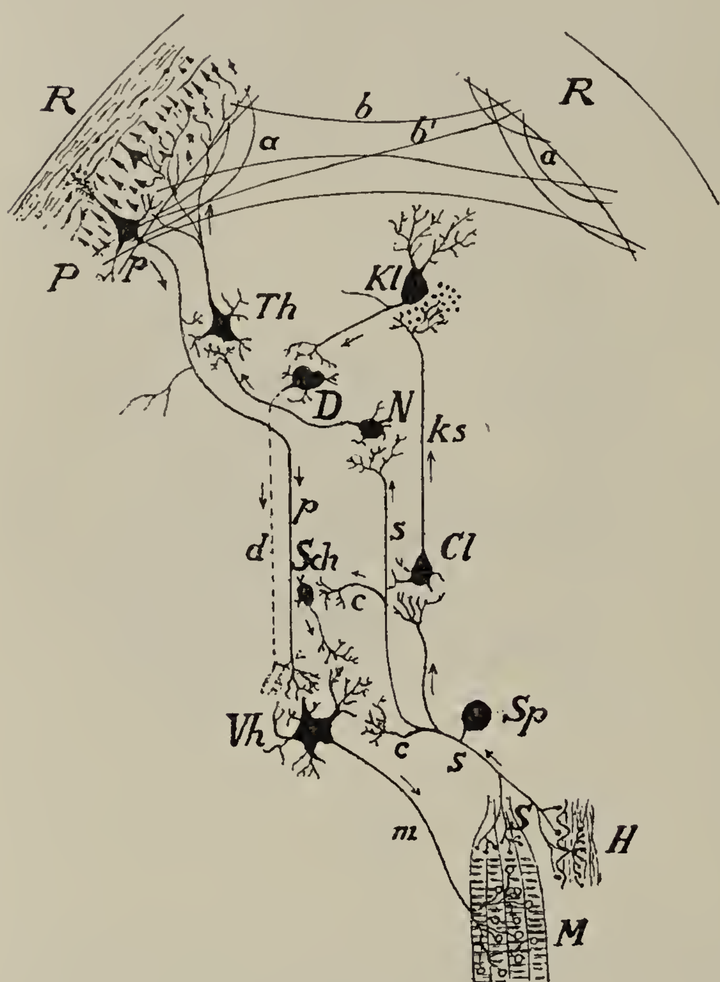


Fig. 125.

Eine Uebersicht der hauptsächlichen Bahnen gibt das Schema Fig. 125 (größtenteils nach Mott), welches als eine Erweiterung des Schemas Fig. 119 bis zum Gehirn angesehen werden kann. Auf die Kreuzung ist keine Rücksicht genommen. Die zentralen Systeme sind nur durch je eine Neuronzelle repräsentiert, welche mit großen Buchstaben bezeichnet ist, die Neuriten haben kleine Buchstaben. *Sp* Spinalganglienzelle, *s* sensibler Neurit, *cc* Kollateralen desselben, *S*, *H* Sehne und Haut mit peripheren Enddendriten. *Cl* Neuronzelle der Clarke'schen Säule, *ks* Neurit derselben (Kleinhirnseitenstrangbahn). *Sch* Schaltneuron. *Vh* Vorderhornzelle, *m* motorische Faser mit Enddendrit im Muskel *M*. *Kl* Neuron der Kleinhirnrinde (Purkinje'sche Zelle), *D* Neuron des Deiters'schen Kerns, *d* dessen fragliche spinale Neuriten (S. 279). *N* Neuron der Hinterstrangkerne (Nucl. fun. gracilis und cuneati), *Th* Neuron des Thalamus opticus, dessen Neuriten der Rinde *R* sensible Erregungen zuführen. *P* Neuronzelle und *p* Neurit der Pyramidenbahn.

2. Die Funktionen der Hirnnerven.

Die Physiologie der Hirnnerven wird großenteils in anderen Kapiteln erörtert, so daß es sich hier nur um eine übersichtliche Zusammenstellung handelt. Es ist schon erwähnt, daß die Hirnnerven nur zu einem geringen Teile gemischte sind.

Die rein motorischen Hirnnerven besitzen eine rekurrierende Sensibilität (S. 258) welche nach Durchschneidung des Trigeminus fast ganz wegfällt, also größtenteils von dessen Fasern herrührt; der Rest stammt vom Vagus her. Jedoch degenerieren nach Durchschneidung des Okulomotorius auch die nachweisbar vorhandenen sensiblen Fasern der Augenmuskeln (Sherrington).

1. *Hypoglossus*, der motorische Nerv für sämtliche Muskeln der Zunge und die meisten des Zungenbeins, also auch für die Sprache.

Durch seinen Ramus descendens empfängt er auch sensible Fasern aus dem 1. Zervikalnerven (Ansa hypoglossi), so daß die Zunge nach Durchschneidung des Trigeminus und Glossopharyngeus noch einen Rest von Empfindlichkeit behält.

2. und 3. *Vagus* und *Accessorius Willisii* bilden zusammen einen gemischten Nerven. Der äußere Ast des Akzessorius ist rein motorisch und versorgt den Sternokleidomastoideus und Kukullaris, der innere, mit dem Vagus sich vereinigende enthält hauptsächlich die motorischen Fasern für den Kehlkopf; andere zentrifugale Vagusfasern, namentlich die herzhemmenden, welche ebenfalls vielfach vom Akzessorius hergeleitet wurden, rühren vom Vagus selbst her, welcher also vom Ursprung ab ein gemischter Nerv ist.

Die Wirkungen des Vagus erstrecken sich auf sehr zahlreiche Organe, und sind hier kurz zusammengestellt (Näheres im 3. Abschnitt).

a. Zirkulationsapparat: Hemmungs- und nach einigen auch Beschleunigungsfasern für das Herz; angegeben werden auch vasomotorische Fasern für die Bauchgefäße (Rossbach & Quellhorst) und für die Lungengefäße (von O. Frey u. A. widerlegt, für den Frosch anscheinend richtig, Couvreur) und gefäßerweiternde Fasern für die Nieren (Bernard); beiderlei Gefäßnerven für das Herz. Auch eine trophische Wirkung auf das Herz (fettige Entartung nach Durchschneidung, Eichhorst) wird behauptet, von anderen aber auf die Inanition wegen der Schlucklähmung zurückgeführt (Knoll). Auch die sensiblen Fasern des Herzens werden dem Vagus zugeschrieben. Regulatorische (pressorische und depressorische) Fasern für das Gefäßzentrum und das Herzhemmungszentrum.

b. Atmungsapparat: Motorische Fasern für den Kehlkopf im Rekurrens und für den Krikothyreoideus im Laryngeus superior, ferner für die Bronchialmuskeln, Sensible Fasern für Kehlkopf, Luftröhre, Lungen. Diese Fasern haben zugleich eine bei der Atmung zu erörternde regulatorische Wirkung auf das Atmungszentrum. Die Lähmung der Kehlkopfinnervation in Verbindung mit der Schlucklähmung ist die Ursache der Lungenentzündung nach Durchschneidung beider Vagi.

c. Verdauungsapparat und Baucheingeweide: Motorische Fasern für Gaumen (Levator palati), Schluckapparat (zum Teil im Rekurrens) und Magen, nach einigen auch für Darm und Uterus. Hemmungsfasern für die erstgenannten Apparate. Sekretorische und sekretionshemmende Fasern für Magen und Pankreas. Sensible Fasern für Schlundkopf, Schlund und Magen. Reflektorische Fasern (wahrscheinlich mit den vorigen identisch) für die Speichelsekretion; ferner reflektorisch hemmende Fasern für die Pankreassekretion, und die angeblich zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehenden. Zu erwähnen ist, daß zentrale Reizung der Vagi zuweilen Erbrechen macht.

Die Erregbarkeit der einzelnen Vagusfasern, oder wohl richtiger ihrer Endorgane, ist verschieden; bei Reizung des peripherischen Endes tritt die Kontraktion der Kehlkopfmuskeln schon bei schwächerer Erregung ein, als die verlangsamende Wirkung auf das Herz (Rutherford); über die antagonistischen Kehlkopffasern s.

S. 199; bei Reizung des zentralen Endes versagen die atmungsbeschleunigenden Effekte schneller als die verlangsamenden (Burkart). Die Hemmungsfasern sind zuweilen sehr ungleich auf beide Vagi verteilt. Ueber den Tod nach Durchschneidung beider Vagi s. Kap. IX.

4. *Glossopharyngeus*, ein gemischter Nerv, der indes nur wenige motorische Fasern für den Levator palati mollis, Azygos uvulae, Constrictor faucium medius und Stylopharyngeus enthält. Die übrigen Fasern sind zentripetal und vermitteln teils die Tastempfindungen, zum größten Teil aber die Geschmacksempfindungen des weichen Gaumens und der Zungenwurzel; für letztere wirkt er auch gefäßerweiternd. Sein Wirkungsgebiet vermischt sich zum Teil mit dem des Vagus, wie ja auch die Kerne und die Austrittsbündel beider Nerven nicht sicher trennbar sind.

5. *Acusticus*; über seine Funktionen s. das Gehörorgan.

6. *Facialis*, ein hauptsächlich zentrifugaler Nerv. Die motorischen Fasern versorgen vor Allem die Gesichtsmuskeln: Orbicularis palpebrarum und oris, Zygomatici, Levator alae nasi, Corrugator supercilii, Platysma, äußere Ohrmuskeln etc., so daß er der mimische Nerv ist. Seine Lähmung macht das Lachen, Pfeifen, den Lidschluß, die respiratorische Nasenflügelbewegung unmöglich (letztere ist für manche Tiere unentbehrlich); halbseitige Lähmung verzerrt das Gesicht nach der gesunden Seite (S. 270). Ausreißen aus dem Foramen stylomastoideum bei jungen Tieren zieht eine Verkrümmung des Schädels nach der verletzten Seite nach sich (Brown-Séquard, Schauta), welche vermutlich von Zurückbleiben des Wachstums wegen Muskelatrophie herrührt. Außerdem enthält der Nerv motorische Fasern für einige Gaumenmuskeln (neuerdings bestritten, Horsley, Turner, Réthi), den Stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus, endlich für den Stapedius (diesen wird die zuweilen bei Facialislähmung beobachtete Hyperästhesie des Hörapparates zugeschrieben). — Die Chorda tympani führt sekretorische Fasern für die unteren Speicheldrüsen und gefäßerweiternde für dieselben und den vorderen Zungenteil (der Facialisstamm auch solche für das Gaumensegel, Vulpian). Ferner führt sie Geschmacks- und auch einige Empfindungsfasern für den vorderen Zungenteil, also zentripetale Fasern, welche vielleicht nicht aus dem Facialis stammen (Kap. VII).

7. *Trigeminus*, ein gemischter Nerv. Seine sensiblen Fasern vermitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf und eine sehr große Zahl von Reflexen. Die nicht vom Trigeminus innervierten Kopfgebiete sind

die vom Vagus und Glossopharyngeus versorgten Teile des Pharynx, Gaumens und der Zungenwurzel, ferner Tuba Eustachii, Paukenhöhle und ein Teil des äußeren Gehörgangs und der Ohrmuschel, die vom R. auricularis vagi innerviert werden, endlich ein Teil des Hinterhaupts, welcher vom Zervikalnerven des Rückenmarks versorgt wird. Ueber Beziehungen zum Geschmack s. Kap. VII. — Die motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, Mylohoideus und beide Pterygoidei), den Tensor tympani und Tensor palati mollis; über die Beziehung zur Iris s. Kap. VII; endlich verlaufen in ihm vasomotorische Fasern für Konjunktiva und Auge (sympathischen Ursprungs; sie treten durch das G. Gasseri ein). — Ferner führt er sekretorische Fasern für die Schweißdrüsen des Gesichts (Luchsinger), die Tränendrüsen und die Speicheldrüsen. — Ueber die angeblichen trophischen Fasern vgl. S. 245, über das Motorischwerden des sensiblen R. lingualis S. 235, über einen tonischen Reflex S. 270 f. Die Durchschneidung des Trigeminus kann in der Schädelhöhle ohne erhebliche andere Verletzungen des Tieres erfolgen (Magendie).

8. *Abducens,*

9. *Trochlearis,*

10. *Oculomotorius,* die motorischen Nerven der äußeren und inneren Augapfelmuskeln, letzterer auch für den Levator palpebrae superioris, werden beim Sehorgan besprochen; die Fasern für die inneren Augenmuskeln verlaufen vom Okulomotorius durch das Ganglion ciliare und die Nervi ciliares. Der Abducens bezieht durch seine Anastomose mit dem Sympathikus auch aus der Regio ciliospinalis des Rückenmarks Fasern.

11. *Opticus.* Seine Durchschneidung macht Blindheit und Pupillenerweiterung. Seine Reizung macht nie Schmerz, sondern nur Lichtempfindung. Näheres über seine Funktionen, unter welchen auch eine zentrifugale, s. Kap. VII.

12. *Olfactorii* (S. 280). Ihre Funktion als Riechnerven ist dadurch nachgewiesen, daß nach ihrer Durchschneidung bei jungen Katzen stark riechendes Fleisch nicht mehr erkannt wird, wenn es dem Blick entzogen ist (Biffi, Schiff).

3. Die Funktionen des Kopfmarks.

Läßt man bei einem Tiere das Kopfmark noch in Verbindung mit dem Rückenmark, trennt es aber vom übrigen Gehirn ab, so zeigen sich eine Reihe von Funktionen, welche über die rein spinalen hinausgehen.

Teils sind dies Funktionen der hinteren Hirnnerven, welche im Kopfmark ihr nächstes Zentrum haben, teils funktionieren die vom Rückenmark abhängigen Teile vollkommener.

a. Beziehungen des Kopfmarks zu seinen eigenen Nerven.

Das Kopfmark enthält die den spinalen völlig analogen Niveau- und Koordinationszentra für die von ihm selbst abgehenden hinteren Kopfnerven, also die Zentra für das Kauen, Schlucken, Speichelabsondern, Stimmgeben, Husten, Niesen, Würgen, Erbrechen, für die Hemmung, möglicherweise auch die Beschleunigung des Herzens. Für diese Zentra gilt durchweg das beim Rückenmark Gesagte, z. B. die Reizbarkeit durch Dyspnoe und andere direkte Reize (dyspnoische Pulsverlangsamung); ferner ist ein Zusammenhang der natürlichen Erregung des Herzhemmungszentrums mit der des Atmungszentrums nachgewiesen (Kap. VIII). Das Kopfmark stellt sich also zunächst als ein Markabschnitt dar, welcher wegen der wichtigen Funktionen der hinteren Hirnnerven eine relativ hohe Bedeutung hat.

b. Beziehungen des Kopfmarks zu Rückenmarkszentren.

1) Das Atmungszentrum.

Die selbständige Atmung wird durch das Kopfmark unterhalten. Nach Abtrennung desselben lassen sich zwar unter günstigen Umständen noch Atembewegungen beobachten (Kap. IX); aber für gewöhnlich haben die spinalen Atmungszentra keine Automatie, sondern empfangen einen Antrieb vom Kopfmark. Verletzung einer beschränkten Stelle am Boden des vierten Ventrikels, dicht am Calamus scriptorius, zu beiden Seiten der Mittellinie, hebt die Atmung sofort auf, und zwar nur auf der entsprechenden Seite des Thorax, wenn die Verletzung einseitig erfolgt (Flourens, Schiff u. A.). Ein medianer Schnitt ist ohne störende Wirkung (Longet), macht aber beide Hälften insofern von einander unabhängig, als nunmehr Durchschneidung und Reizung eines Vagus nur auf die gleichseitige Brusthälfte reflektorische Wirkungen hat (Langendorff); beschränkt sich der Medianschnitt auf das Halsmark, so sind die Reflexe noch bilateral (Nitschmann). Die Erfolge von Reizungen sind sehr unsicher; von den mehr lateralen Teilen des Bezirks sollen Exspirationen ausgelöst werden (Spencer).

Man findet an der Stelle des sog. Atmungszentrums kein anatomisches Substrat in Gestalt einer Zellengruppe, sondern die Wirkung der Verletzung soll wesentlich auf der Durchschneidung des sog. Respirationsbündels des Vagus (S. 279) beruhen (Gierke), so daß das bulbäre Atmungszentrum überhaupt bestritten und auf die Wirkung der absteigenden Vagus- und Trigeminusfasern auf das Halsmark reduziert wird. Indes

sind die respiratorischen Wirkungen von Eingriffen auf das Kopfmark (Wärme und Kälte, Dyspnoe etc.) der Art, daß vor der Hand die Annahme eines Zentrums nicht zu umgehen ist. Auch muß die angenommene Erregung der absteigenden Fasern von einem Zentrum herstammen, da die Durchschneidung der Vagi, Trigemini etc. die Atmung nicht beseitigt. Eine neuere Angabe (Gad) verlegt das Zentrum in die zerstreuten Zellgruppen der seitlichen Retikulärformation (*F. r.*, Fig. 120—122). Die Angaben über einseitige Atmung nach Halbschnitten im Kopf- oder Halsmark sind streitig. Im Niveau der Phrenikusursprünge soll eine teilweise Kreuzung der vom Atmungszentrum kommenden Fasern stattfinden (Porter).

Ob das Atmungszentrum nach Abtrennung der vorderen Hirnteile noch normal funktioniert, ist streitig; jedoch beweisen hier positive Angaben mehr als negative. Wird der Schnitt durch das Kopfmark zwischen Fazialis- und Vaguskern geführt, so hört die Nasenatmung auf, der Fazialiskern empfängt also seine rythmischen Impulse, ebenso wie die spinalen Kerne der Thoraxmuskulatur, vom Atmungszentrum (Grossmann).

Die rythmische Automatie des Atmungszentrums, sowie die Abwechselung zwischen in- und exspiratorischer Erregung, sind unerklärt. Der nachgewiesene Atmungsreiz (Kap. IX) ist kontinuierlich. Um die Rythmik seiner Wirkung zu erklären, hat man einen Widerstand angenommen, den der Reiz erst nach einer gewissen Ansammlung ausgelöster Kräfte zu durchbrechen vermag (Rosenthal). Aber dieses Schema genügt nicht, wenn nicht noch weitere Annahmen (Trägheit der agierenden Teilchen) hinzugefügt werden, und stellt bestenfalls nur eine unter zahlreichen Möglichkeiten dar.

2) Das allgemeine Reflexzentrum (sog. Krampfzentrum) des Kopfmarks.

Bei Zunahme des Atmungsreizes werden immer mehr Muskeln in Anspruch genommen, zunächst die akzessorischen Atemmuskeln, die mundaufsperrenden Muskeln, zuletzt aber alle Muskeln des gesamten Körpers. Obgleich auch am isolierten Rückenmark die Dyspnoe allgemeine Krämpfe macht, geschieht dies bei erhaltenem Kopfmark schon auf viel geringere Entwicklung des Reizes, so daß man annehmen muß, daß das Kopfmark einen besonders erregbaren Auslösungspunkt für die gesamte Muskulatur enthält. Man hat denselben als Krampfzentrum bezeichnet und verlegt ihn vermutungsweise in unmittelbare Nähe des Atmungszentrums, mit welchem er insofern große Analogie hat, als jenes einen erregbareren Angriffspunkt für die Zentra der Atemnerven im Rückenmark darstellt.

Für die Existenz jenes Zentrums, welches alle Rückenmarkniveau's beherrscht und gleichsam zusammenfaßt, sprechen noch weitere Tatsachen: namentlich sind die Rückenmarksreflexe bei erhaltenem Kopfmark viel mannigfaltiger und weniger auf das Niveau beschränkt, als nach Abtrennung desselben (S. 266); ferner lösen direkte, z. B. mecha-

nische Reizungen am Boden der Rautengrube beim Kaninchen (mehr nach vorn) und beim Frosche (hintere Hälfte), allgemeine Krämpfe aus (NOTHNAGEL, HEUBEL). Der KUSSMAUL-TENNER'sche Versuch (Kap. IX) und die Verblutungskrämpfe (Kap. VIII) beruhen auf dyspnoischer Reizung des Kopfmarks. Auch für manche krampfmachende Gifte, wie Pikrotoxin, Nikotin, Barytsalze, wird diese Stelle als Angriffspunkt angesehen (RÖBER, HEUBEL, BÖHM): da diese Gifte aber auch das isolierte Rückenmark erregen (LUCHSINGER), kann sie nur als der erregbarste und deshalb erste Angriffspunkt angesehen werden.

Die Bezeichnung Krampfzentrum ist schon deshalb verfehlt, weil man Funktionen nicht wesentlich aus abnormer Inanspruchnahme der Organe herleiten darf; die physiologische Bedeutung dieses Zentrums ist eher die eines umfassenderen Reflexzentrums. Ebensogut könnte man die graue Substanz des Rückenmarks nach dem Erfolge abnormer und nicht mehr lokalisierter direkter Reizung als Krampfzentrum bezeichnen.

Bei einseitigen Verletzungen des Kopfmarks treten sehr oft abnorme Augen- und Kopfstellungen, ferner abnorme Augenbewegungen (Nystagmus) und abnorme Lokomotionen, sog. Zwangsbewegungen ein, von welchen weiter unten gesprochen wird. Sie deuten ebenfalls auf umfassende reflektorische Funktionen.

3) Das Gefäßzentrum und andere Zentra.

Das Gefäßzentrum im Kopfmark (Kap. VIII) steht zu den spinalen Gefäßzentren genau in derselben Beziehung wie das Atmungs- und sog. Krampfzentrum zu den spinalen motorischen Zentren. Beim Kaninchen beginnt es unten etwa 3 mm oberhalb des Calamus scriptorius, seine obere Grenze, die sich weniger genau angeben läßt, entspricht dem oberen Teil der Rautengrube; es liegt bilateral ziemlich weit von der Mittellinie, in dem Teil des Kopfmarks, der die Fortsetzung der spinalen Seitenstränge enthält; es enthält zum Teil große multipolare Ganglienzellen (OWSJANNIKOW, DITTMAR), und scheint dem als Seitenstrangkern bezeichneten Reste des Vorderhorns (S. 275) zu entsprechen. Der Zuckerstich (Kap. XI) ist wahrscheinlich als eine partielle Verletzung dieses Zentrums aufzufassen.

Die Analogie dieses Zentrums mit dem Atmungszentrum erstreckt sich aber noch viel weiter; es wird wie dieses durch Dyspnoe erregt, und geht sogar auf der Höhe der Dyspnoe in den respiratorischen Rythmus über; es wird ferner durch regulatorische Fasern, namentlich des Vagus, beherrscht (Kap. VIII).

Als zweifelhafte Zentra des Kopfmarks müssen noch angeführt werden: ein Zentrum für die gefäßerweiternden Nerven, für die Pupillenerweiterung (dyspnoisch erregbar), und ein hypothetisches Zentrum für Wärmeregulation.

c. Sonstige Funktionen des Kopfmarks.

Die bisher genannten Zentra können also als Zusammenfassungen höherer Ordnung für sämtliche Niveauzentra des Rückenmarks betrachtet werden. Erstere treten meist automatisch, zum Teil reflektorisch in Tätigkeit, und sind auch künstlich erregbar. Fische, Amphibien und Reptilien machen nach Abtrennung des ganzen Gehirns bis auf das Kopfmark noch Lokomotionen (Luchsinger, Fano, Steiner); hier scheint also das Kopfmark auch Funktionen zu besitzen, welche bei anderen Wirbeltieren höheren Hirnteilen zukommen.

Das Kopfmark ist ferner, wie das Rückenmark, dessen einzige Verbindung mit dem Gehirn es darstellt, neben seinen Zentralfunktionen, Leitungsbahn. Ein Vergleich mit den anatomischen Daten lehrt, daß die physiologische Bedeutung des bei weitem größten Teils des Kopfmarks, sowohl seiner weißen, wie seiner grauen Substanz (Oliven, Nebenoliven, Nucl. funic. gracilis und cuneati etc.), noch gänzlich unbekannt ist.

4. Die Funktionen des Zwischen-, Mittel- und Hinterhirns.

Die Funktionen dieser Hirnteile (über ihren genetischen Zusammenhang s. Kap. XV) lassen sich nur sehr ungenau, und mehr auf Grund anatomischer Betrachtungen als auf Grund von Versuchen angeben. Unsere Versuchsmittel sind im Verhältnis zu der Feinheit und Kompliziertheit der Organe ungemein grob, so daß man die Hirnversuche sehr treffend mit dem Zergliedern einer Taschenuhr durch Pistolenschüsse verglichen hat (Ludwig). Schnitt, Stich, Reizmittel (elektrische, und mit Stichkanülen injizierte chemische) treffen die heterogensten, dicht zusammengedrängten Apparate, und man weiß nicht, auf welche der Erfolg zu beziehen ist; auch ist meist schwer zu entscheiden, ob letzterer auf Lähmung oder Reizung beruht. Als förderndstes Verfahren hat sich noch die stufenweise fortschreitende Exstirpation erwiesen, obwohl auch sie stets mit reizenden und lähmenden Fernewirkungen auf andere Organe verbunden ist, und daher nie ein ganz reines Experiment darstellt.

Zunächst enthalten auch diese Teile Niveauzentra für die vorderen Hirnnerven, namentlich die Augennerven.

Der einfachste Versuch, um die allgemeine Bedeutung der genannten

Abschnitte zu ermitteln, besteht in der Vergleichung des Verhaltens nach Wegnahme des Großhirns allein, oder aller Teile über dem Kopfmark. Dieser Versuch zeigt beim Frosche (GOLTZ), daß im ersteren Fall noch komplizierte Lokomotionen stattfinden, im letzteren nicht mehr. Ein Frosch mit erhaltenem Mittel- und Kleinhirn wehrt sich z. B. beim Schiefstellen seiner Unterlage geschickt so lange wie möglich gegen das Herabgleiten, behauptet, wenn man ihn auf eine langsam rotierende Walze setzt, die Stellung obenauf, reagiert auf passive Rotationen mit Gegenbewegungen, u. dgl. m.

Nach anderen Angaben (S. 291) sind diese Leistungen auch mit bloßem Kopfmark noch möglich, ihr Ausfall nach Abtragung des Mittelhirns also nur vorübergehend, vielleicht von Shockwirkung herrührend.

Für Beziehungen zur Lokomotion sprechen nun auch die Folgen einseitiger Verletzungen im Bereich des Kleinhirns und seiner Verbindungsstränge, sowie der Brücke, Hirnschenkel, Sehhügel, Streifenhügel u. s. w., nämlich die Zwangsbewegungen; es sind dies zwangsmäßige Drehbewegungen, bald in der Peripherie eines Kreises (Reitbahn- oder Manégebewegung), bald Rotation um die Axe des Tieres (Roll- oder Wälzbewegung). Eine seltenere Abart ist die Zeigerbewegung, ein Reitbahngang, bei welchem der Hinterkörper an der Fortbewegung nicht Teil nimmt. Die Richtung der Bewegung ist bald nach der verletzten, bald nach der entgegengesetzten Seite, je nach dem Orte der Verletzung.

Für die Erklärung der Zwangsbewegungen ist es sehr wichtig, daß ganz gleiche Bewegungen sich auch ohne Hirnverletzung hervorrufen lassen, und zwar als höchste Entwicklung des sogenannten Drehschwindels, der auch beim Menschen als Wirkung passiver Rotationen auftritt, bei Tieren aber experimentell viel weiter getrieben werden kann (PURKINJE, BREUER, TOMASZEWICZ u. A.). Während der Rotation bleiben die Augäpfel immer etwas zurück, und rücken in Zuckungen nach (sog. Nystagmus); die Außenwelt dreht sich scheinbar entgegengesetzt; wird nur die Unterlage eines Tieres in Drehung versetzt, so sucht dasselbe durch entgegengesetzte aktive Bewegung zurückzubleiben, welche zu krampfhafter Rotation ausarten kann. Unmittelbar nach Aufhören der Rotation entsteht beim Menschen die Täuschung, als ob die Außenwelt sich drehte oder er selbst in entgegengesetzter Richtung als vorher in Rotation versetzt würde, und er sucht sich gegen dieselbe durch Gegendrängen (in ursprünglicher Drehrichtung) festzuhalten; bei Tieren nach raschen und anhaltenden Rotationen artet letzteres in eine voll-

kommene Zwangsbewegung, Rollen in der früheren Drehrichtung aus. Fällt die Axe der passiven Drehung nicht mit der Körperaxe zusammen (z. B. Karousseldrehung, Ueberkugelungsdrehung etc.), so ändert sich entsprechend auch die Axe der reaktiven Drehung. Die Zwangsbewegung tritt also hier als Reaktion auf Schwindelempfindung, resp. (da die Wegnahme des Seelenorgans nichts ändert) auf die sie hervorrufenden zentripetalen Einwirkungen auf. Eine zweite Art, Schwindel und Zwangsbewegung hervorzurufen, ist die Durchleitung galvanischer Ströme quer durch den Kopf (Purkinje, Hitzig u. A.). Beim Menschen tritt hierbei scheinbare Drehung der Außenwelt von der Anode, über oben, nach der Kathode ein, entsprechender Nystagmus (s. oben), und Gegendrängen (der Kopf wird nach der Anodenseite geneigt); bei starken Strömen am Tiere wird wiederum das Gegendrängen zur Zwangsbewegung (Wälzen von der Kathode, über oben, nach der Anode). Wird nach längerem Schluß geöffnet, so treten die entgegengesetzten Erscheinungen auf.

Die Zwangsbewegungen sind hiernach Erscheinungen von Reizung gewisser Vorrichtungen, sei es auf zentripetalem Wege, z. B. durch Drehung, sei es direkt durch Verletzung oder galvanische Durchströmung. Da im wirklichen Leben nichts Aehnliches vorkommt, so müssen sie als abnorme Reaktionen infolge abnormer, und zwar asymmetrischer Reize betrachtet werden. Es ist schwer aus diesen unnatürlichen Erscheinungen einen Schluß auf die normalen Funktionen jener Apparate zu ziehen. Am nächsten liegt es, sich zu erinnern, daß die Gangbewegung unbewußt geschieht (sie ist daher auch bei Tieren, deren Großhirn exstirpiert ist, noch möglich) und daß von dem in Gedanken versunkenen gehenden Menschen nicht allein verwickelte Wege in einer Stadt richtig zurückgelegt werden, sondern der Gehende auch unzähligen Hindernissen, begegnenden Menschen und Fuhrwerken, unbewußt ausweicht, Straucheln über Unebenheiten des Bodens geschickt vermeidet, Treppen ersteigt u. s. w. Es müssen also ohne erkennbares Zutun der Seele arbeitende höchst verwickelte Apparate im Gehirn vorhanden sein, welche im wesentlichen als reflektorische zu bezeichnen sind, da die Bewegungen durch Eindrücke aller Art, namentlich die Tasteindrücke der Sohlen, den Inhalt des Gesichtsfeldes, vielleicht auch Schall, auf das Feinste dirigiert werden. Jedem gegebenen Tast- oder Gesichtsbild werden bestimmte lokomotorische Reaktionen entsprechen müssen, und die Zwangsbewegungen beim Drehschwindel sind nur ein einzelner höchst ungewöhnlicher Fall derselben, welcher nun

auch durch direkte unsymmetrische Reizungen im Gebiete jener Apparate zustande kommen kann. Bei erhaltenem Bewußtsein werden die Tiere während der traumatischen Zwangsbewegung vermutlich auch die entsprechenden Schwindelempfindungen haben. Ueber behauptete Beziehungen zum Gehörorgan s. Kap. VII.

Fast zweifellos enthält das Mittelhirn auch analoge Apparate für andere komplizierte Bewegungen außer der Lokomotion. Nachgewiesen ist dies bisher nur für die Augenbewegungen (s. unten), welche zugleich durch ihre Beziehung zur Raumorientierung (s. Kap. VII) für die Lokomotion eine maßgebende Bedeutung haben, was auch durch die oben erwähnten nystagmischen Erscheinungen angedeutet wird. Aber man darf es außerdem vermuten für die mannigfachen Verrichtungen der Arme und Hände; hier kann das Experiment Nichts lehren, weil bei Tieren die vordere Extremität nur lokomotorische Bedeutung hat. Aber da z. B. Beziehungen des Kleinhirns zum Flugvermögen der Vögel, also einer Aktion der vorderen Extremität, erwiesen sind, wird man beim Menschen auf Beziehungen zu den Händen schließen dürfen. Auch an die Innervation der Kehlkopf- und Zungenbewegungen bei Stimme und Sprache, deren Erscheinungen ebenfalls bei Tieren kaum ein Analogon haben, wird zu denken sein.

Gegenüber den ebenfalls schon zusammenfassenden Reflexapparaten des Kopfmarks zeichnen sich die des Mittelhirns etc. durch das Hinzukommen der Einwirkungen höherer Sinnesnerven aus, und diese stehen, wie eben erwähnt, zu vielen Leistungen dieser Teile in inniger Beziehung. Ferner sind an diesen Organen noch Hemmungswirkungen auf die Rückenmarksapparate nachgewiesen (S. 269), und es ist ziemlich verständlich, daß der Apparat höherer Ordnung über diejenigen niederer Ordnung nicht nur positiv, sondern auch negativ zu disponieren haben muß.

Speziellere Daten über die Wirkungen der einzelnen Teile existieren nur in geringer Zahl und sind zum Teil unsicher.

Die Vierhügel, welche einerseits mit dem Optikus, andrerseits mit dem Okulomotoriuskern kommunizieren, kennzeichnen sich anatomisch, und auch experimentell, als ein Hauptreflexherd zwischen der Netzhaut und den inneren und äußeren Muskeln des Auges. Nach einseitiger Zerstörung derselben hört die reflektorische Pupillenverengerung auf, sowohl für Beleuchtung des gleichseitigen, wie für solche des andern Auges (Bernheimer). Bei Reizung verengt sich die Pupille der gegenüberliegenden, nach Anderen beider Seiten (Flourens, Longet, Budge).

Jedoch sollen diese Erfolge nur eintreten (KNOLL), wenn der Tractus opticus getroffen wird, die Vierhügel wären hiernach nicht Zentra des Irisreflexes; wohl aber soll sich bei Reizung des vorderen Vierhügels die gleichseitige Pupille erweitern, so lange der Halssympathikus erhalten ist, also das Centrum ciliospinale erregt werden. Reizung des vorderen Vierhügels bewirkt ferner Drehung beider Augäpfel nach der entgegengesetzten Seite (ADAMÜK).

An dem ebenfalls mit dem Optikus kommunizierenden Sehhügel läßt sich ohne die gröbsten Verletzungen anderer Hirnteile nicht experimentieren. Da seine Verletzung Zwangsbewegungen macht, so vermutet man, daß er den Einfluß des Sehorgans auf die koordinierten Lokomotionen (S. 293) vermittle. Tauben, denen das Großhirn mit Schonung der Sehhügel exstirpiert ist, folgen einem im Kreise bewegten Lichte mit dem Kopfe (LONGET). Die innige Verbindung des Sehhügels mit der Großhirnrinde deutet außerdem auf Funktionen für die bewußten Sehwahrnehmungen hin, welche durch Sehstörungen nach Läsionen (Hemianopsie) bestätigt werden.

Bei niederen Wirbeltieren sind die Vierhügel zu den Lobi optici entwickelt, deren reflexhemmende Wirkung auf das Rückenmark schon erwähnt ist. Daß diese Organe regulatorische Beziehungen zu tieferen Zentren haben, scheint sich auch darin zu bestätigen, daß beim Kaninchen Reizung bestimmter Teile der vorderen Vierhügel und der Sehhügel auf die Atmung verändernd einwirkt (CHRISTIANI).

Ueber die physiologische Stellung und Funktion der zahlreichen grauen Einlagerungen der Brücke ist nicht das mindeste bekannt. Hier mag auch erwähnt werden, daß die Zirbeldrüse nur der Rest einer dritten Augenanlage ist; über die Hypophysis s. Kap. X.

Dem Kleinhirn wurden früher ohne genügende Begründung psychische Funktionen, z. B. der Geschlechtstrieb (GALL), zugeschrieben. Die pathologischen Tatsachen und die Resultate der Exstirpation sprechen am meisten dafür, daß es ähnlich den oben besprochenen Teilen ein großes koordinatorisches Zentralorgan für geordnete Lokomotion enthalte (FLOURENS, LONGET, R. WAGNER), wofür wohl auch die Beziehung zu den spinalen Kleinhirnseitenstrangbahnen spricht. Unbeholfenheit der Bewegungen, häufiges Fallen, bei Vögeln Unfähigkeit zu fliegen, sind die Folgen seiner Erkrankung oder Wegnahme. Nach Anderen (SCHIFF, LUSSANA, LUCIANI) ist das Kleinhirn für geordnete und namentlich kräftige Muskelwirkung überhaupt, und nicht bloß für Lokomotion, erforderlich, oder wird als Organ des Muskelsinns betrachtet. Manche

nehmen wegen der anatomischen Beziehungen des Akustikus zum Kleinhirn an, daß dieser Nerv hier eine analoge Rolle spiele, wie der Optikus für die Koordinationsapparate des Mittelhirns; besonders wegen gewisser Beziehungen des Akustikus zu den Bewegungsempfindungen (Kap. VII) hält man dies für wahrscheinlich; jedoch sind die Folgen von Kleinhirnexstirpationen gänzlich verschieden von denjenigen der Labyrinthverletzungen (B. Lange). Taubheit ist bei Fehlen des Kleinhirns nicht vorhanden, wohl aber häufig geistige Schwäche. Bei einseitigen Kleinhirnerkrankungen scheinen die Bewegungsstörungen hauptsächlich die entgegengesetzte Körperhälfte zu betreffen.

Nach neueren Angaben (Luciani, Borgherini) gehen die Bewegungsstörungen nach Kleinhirnexstirpation allmählich stark zurück, und es treten Ernährungsstörungen, Entzündungen, Eiterungen u. dgl. in den Vordergrund, welche von Anderen als akzidentell betrachtet werden. Die Teile des Kleinhirns sollen gleichwertig sein, so daß ein Teil das Ganze ersetzen kann (Luciani). Reizungen des Keinhirns bewirken nach den meisten Autoren weder Bewegungen noch anscheinend Schmerzen; jedoch werden von Anderen Bewegungen verschiedener Art als Wirkung der Reizung angegeben. Einseitige Kleinhirnexstirpation erhöht die Erregbarkeit des Großhirns, besonders auf der gekreuzten Seite (Luciani, Russell), und Reizung des Kleinhirns hemmt die nach Großhirnexstirpation auftretende Muskelspannung (Löwenthal & Horsley). Bemerkenswert ist, daß die Kleinhirnrinde ihre definitive Struktur erst zur Zeit des selbständigen Gehens erreicht (Lui).

Ueber die Leitung zwischen Kopfmark und Großhirn wird das Wenige, was über die anatomischen Daten hinausgeht, beim Großhirn angeführt. Das Kleinhirn ist in diese Leitung nicht eingeschaltet, sondern seitlich angefügt (Luciani).

5. Die Funktionen des Großhirns.

a. Morphologische Beziehungen.

Das Großhirn stellt sich sowohl durch sein relativ spätes Auftreten in der Tierreihe als auch durch seine späte Entwickelung im embryonalen Leben als das höchste nervöse Gebilde des Organismus dar. Noch mehr drängt sich dies auf, wenn man die graue Masse für sich betrachtet, in welcher die zentralen Funktionen des Großhirns ihren Sitz haben müssen. Schon dies deutet darauf, daß das Großhirn ausschließlich oder vorzugsweise das Organ der höchsten nervösen Funktion, nämlich der Seelentätigkeit, ist.

Auch noch innerhalb des Menschengeschlechts läßt sich eine Zunahme des relativen Großhirngewichts und des Windungsreichtums bei den fortgeschritteneren Rassen nachweisen, welche sich zugleich in der Schädelentwicklung ausspricht. Der Schädel kann nicht allein hinsicht-

lich des Volums seiner Höhle, sondern auch durch die Ausbildung der Stirn nach Höhe, Breite und Vorwölbung im Vergleich zum Kiefergerüst einen Anhalt für die Entwicklung des Großhirns liefern; ein Maß für die Stirnentwicklung liefert der CAMPER'sche Gesichtswinkel, gebildet von einer durch den hervorragendsten Punkt der Stirn und die Oberkieferfuge, und einer anderen durch die Schädelbasis gezogenen Linie. Je spitzer dieser Winkel, um so tierähnlicher ist das menschliche Gesicht.

Das Verhältnis des Gehirns zum Körper kann durch Wägung beider ermittelt werden. Da aber ein Teil des Gehirns etwa der Anzahl der abgehenden Nervenfasern entsprechen wird, und diese wieder im wesentlichen der Körperoberfläche entsprechen muß, so erscheint es richtiger, das Hirngewicht mit letzterer zu vergleichen. Annähernd wird man, da die Oberfläche eine quadratische, das Gewicht p eine kubische Funktion der Länge ist, die Oberfläche der Größe $p^{2/3}$ proportional setzen dürfen; empirisch hat der Exponent den Betrag 0,68 (SNELL). Die so erhaltenen Verhältniszahlen lassen das Uebergewicht des psychischen Hirnanteils beim Menschen viel deutlicher erkennen als die einfachen relativen Hirngewichte, und geben namentlich auch den kleinen Tieren eine weniger günstige, den großen weniger ungünstige, beiden offenbar eine richtigere Stelle, wie folgende (nach SNELL berechnete) Tabelle zeigt:

	Hirngewicht für gleiche Körperoberflächen.	Hirngewicht in g pro 1 Kilo Körpergewicht.
Mann (559 Leichen) . . .	87,44	28,1
Weib (347 Leichen) . . .	86,56	28,5
Verschiedene Affen . . .	43—14	40—16
Elephant	22	2
Delphin	21	2,5
Edelmarder	20	20
Verschiedene Nager . . .	12—5	43—4,5
Verschiedene Wale . . .	2—1	0,08—0,04
Vögel	17—3	62,5—3,9
Fische	?	0,5—0,03

In Vergleich mit dem Verhalten des Gehirns ist es bemerkenswert, daß das Verhältnis des Lebergewichts zur Körperoberfläche bei allen Säugern dasselbe ist, ebenso das des Milzgewichts zum Körpergewicht (RICHET).

Das absolute Hirngewicht des Menschen, wovon etwa $^7/_8$ auf das Großhirn zu rechnen sind, beträgt im Mittel in g:

	HUSCHKE	DAVIS	BROCA
bei Deutschen	1416	1425	—
„ Engländern	1435	1346	—
„ Franzosen	1323	1280	—
„ Afrikanischen Negern	—	—	1371
„ Hottentotten, Australnegern etc. .	—	—	1253—1228

Die Körpergröße hat einen deutlichen Einfluß, der wohl auch in den vorstehenden Zahlen sich geltend macht. So haben auch manche Tiere ein absolut schwereres Gehirn als der Mensch, z. B.:

Wal	2660 g
Elephant	4500 „

während das relative Gewicht bei ihnen sehr unbedeutend ist (s. oben). Beim Pferde beträgt das Hirngewicht weniger als 1000 g, obgleich seine Hirnnerven fast 10mal so dick sind wie die menschlichen.

Der CAMPER'sche Gewichtswinkel (abgebildet in Fig. 213, Kap. XI) beträgt bei Affen bis 35° (im Jugendzustand wegen unentwickelter Kiefer 60°), beim Menschen 75—85°, bei einigen Südafrikanern herab bis 64°.

Weniger sicher ist die Angabe, daß auch bei gleicher Rasse das relative oder absolute Gewicht des Gehirns oder Großhirns, sowie dessen Windungsreichtum der Intelligenz proportional sei. Neben einer Anzahl Fälle, in welchen an Gehirnen hervorragender Männer diese Regel sich zu bestätigen scheint, sind andere bekannt, welche ihr widersprechen.

Weit über dem Mittelwert lag das Gewicht der Gehirne von

CUVIER	mit	1861 g	
BYRON	„	1807 „	(nach anderen 2238 g)
HELMHOLTZ . . .	„	1540 „	
DIRICHLET . . .	„	1520 „	
FUCHS	„	1499 „	
GAUSS	„	1492 „	

b. Die seelische Funktion des Großhirns im Allgemeinen.

1. Bei angeborener Kleinheit (Mikrozephalie), Wachstumshemmung (Kretinismus), Entartung der Großhirnhemisphären (Hydrocephalus etc.) findet sich eine entsprechende Verminderung der höheren Seelentätigkeiten (Blödsinn).

2. Verletzungen, Kompressionen, Erkrankungen des Großhirns sind fast immer mit Bewußtlosigkeit, Benommenheit, Schlafsucht oder psychischer Aufregung verbunden.

3. Abtragung der Großhirnhemisphären bringt bei höheren Wirbeltieren einen schlafähnlichen Zustand hervor, in welchem die willkürlichen Bewegungen fehlen. Jedoch bestehen noch Reaktionen gegen Sinneseindrücke; nur sind dieselben von einer vorauszuberechnenden Regelmäßigkeit. Bei schichtweiser Abtragung soll eine allmähliche Abnahme aller Seelenfunktionen eintreten (FLOURENS).

Bei niederen Wirbeltieren, namentlich bei Fischen und Fröschen, ist nach neueren Beobachtungen (STEINER, VULPIAN, KATO, SCHRADER u. A.), auch nach Abtragung des Großhirns das Verhalten derartig, daß es mindestens zweifelhaft bleibt, ob das Großhirn ausschließliches Seelenorgan ist. Selbst bei Tauben hat man nach Exstirpation des Großhirns noch mimische Bewegungen, geschlechtliches Werben, Zufliegen auf sichtbare Gegenstände und viele anscheinend spontane Bewegungen (aber kein Fressen), ja selbst ein Abwechseln von Schlaf und Wachen beobachtet (BECHTEREW, SCHRADER u. A.).

Die Reaktion großhirnloser Vögel und Säugetiere auf optische Eindrücke ist der Art, daß sie von bewußtem Sehen kaum unterschieden werden kann. In der Tat schreiben Einige (Goltz u. A.) solchen Tieren noch wirkliches Sehen zu, nur mit mangelhafter psychischer Verwertung der Eindrücke, während Andere (H. Munk) das bewußte Sehen ausschließlich gewissen Rindenbezirken (s. unten) vorbehalten.

Eine noch nicht aufgeklärte Erscheinung nach Wegnahme des Großhirns oder seiner motorischen Bezirke (s. unten) ist das Auftreten von Muskelkontrakturen und tonisch in die Länge gezogenen Reflexen (Sherrington, Munk, Verworn u. A.), im zweiten Falle auf die entsprechenden Gliedmaßen, und zuweilen nur auf die Beuger oder Strecker beschränkt. Jene Steifheit („decerebrate rigidity“) ist in den Vorderbeinen stärker als hinten, nach einseitiger Exstirpation hauptsächlich gleichseitig, wird durch Aethernarkose, sowie durch manche sensible Reizungen, namentlich des befallenen Gliedes, beseitigt (Sherrington u. A.). Anscheinend handelt es sich um einen hemmbaren tonischen Reflex, zu dessen Hemmung auch die Funktion der Rinde beiträgt.

c. Die Lokalisierung der Großhirnfunktionen.

1) Allgemeines.

Entscheidende Versuche am Streifenhügel und Linsenkern existieren bisher nicht. Ob ihre Reizung motorische Erfolge hat, ist streitig. Exstirpation des Streifenhügels soll, abgesehen von gewissen thermischen Folgen (Kap. XIII) keine anderen Wirkungen haben als die der darüber liegenden Rinde (Baginsky & Lehmann). Durchschneidung des Balkens soll keine wesentliche Störung bewirken (lo Monaco).

Einen einzelnen Punkt des Großhirns als Sitz des Bewußtseins anzunehmen, ist unmöglich, da man so ziemlich für jeden Teil Fälle kennt, in welchen derselbe zerstört war oder fehlte, ohne daß das Bewußtsein dauernd mangelte. Es kann selbst nach Zerstörung einer ganzen Hemisphäre noch bestehen.

Sehr zahlreich sind dagegen die Tatsachen über Zusammenhang bestimmter Großhirnteile mit bestimmten Organen des Körpers. Blutung in die Substanz einer Großhirnhemisphäre (Schlagfluß, Apoplexie) bewirkt nach vorübergehender Bewußtlosigkeit eine Lähmung des Empfindungsvermögens und des Willenseinflusses in der der verletzten Hemisphäre gegenüberliegenden Körperhälfte (Hemiplegie). Hierdurch ist bewiesen, daß die Seele mit bestimmten Regionen des Körpers mittels bestimmter Fasern kommuniziert. Die nächste Frage ist nun, ob eine Gruppe solcher Fasern aus einem bestimmten Gebiete der Hirnrinde entspringt oder aus sehr verschiedenen, ja aus allen Teilen derselben.

2) Motorische Bezirke.

In ein neues Stadium ist die vorliegende Frage getreten, als es ge-

lang, experimentell durch Reizung bestimmter Punkte der Großhirnrinde lokalisierte Erfolge am Körper zu erlangen (FRITSCH & HITZIG. FERRIER), während früher von allen Forschern Unerregbarkeit des Großhirns für allgemeine Nervenreize behauptet worden war; jedenfalls sind Verletzungen und Reizungen völlig schmerzlos. Zuerst fand man beim Hunde, später fast bei allen untersuchten Wirbeltieren. vom Menschen bis zum Frosche, am vorderen Teil der Hemisphäre Stellen, deren elektrische Reizung motorisch wirkt; es kontrahieren sich je nach der spezielleren Reizstelle bestimmte Muskelgruppen, und zwar stets in der gegenüberliegenden Körperhälfte. Die Bewegungen haben keinen zuckenden Charakter, sondern mehr den einer natürlichen Kontraktion. wie z. B. bei geordneten Reflexen.

Die Lage der motorischen Bezirke ist am leichtesten für Säugetiere mit entwickeltem Windungssystem anzugeben. Beim Hunde liegen sie in der 3. und namentlich in der 4. sog. Urwindung; die 4 Urwindungen umziehen konzentrisch die Fossa Sylvii (vgl. Fig. 127); die 4., an die große Längsspalte grenzend, umzieht die von letzterer ausgehende ROLANDO'sche Furche oder Sulcus cruciatus oder centralis (*S. Cr.*, Fig. 126)

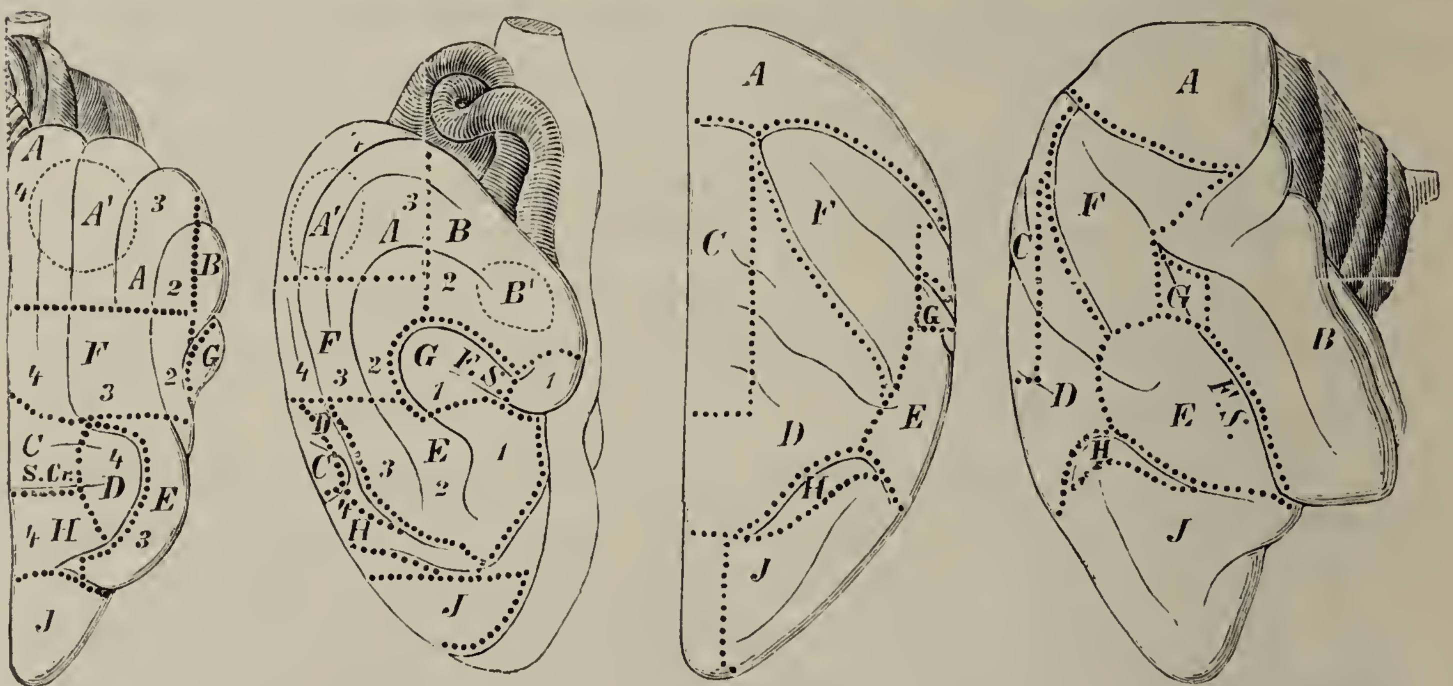


Fig. 126. *Fig. 127.* *Fig. 128.* *Fig. 129.*

Nach H. Munk. Fig. 126. 127 Hundegehirn; Fig. 128, 129 Affengehirn; Fig. 126, 128 linke Scheitelansicht; Fig 127, 129 Seitenansicht von links. — *F.S.* Fossa Sylvii. *S.Cr.* Sulcus cruciatus. *C D H* Gyrus sigmoideus. 1, 2, 3, 4 Erste bis vierte Urwindung. — *A* Sehregion. *B* Hörregion. *C* Region („Fühlsphäre") für das Vorderbein, *D* für das Hinterbein, *E* für den Kopf. *F* für das Auge. *G* für das Ohr, *H* für den Nacken, *J* für den Rumpf.

mit einer Σ-förmigen Windung (Gyrus sigmoideus), in welcher die Mehrzahl der motorischen Stellen liegt. Bei den menschenähnlichen Affen und wahrscheinlich auch beim Menschen, bei welchen der Sulcus centralis (*S. c.*, Fig. 130) nicht an die große Längsspalte heranreicht, andererseits aber lateral sich fast bis an die Fossa Sylvii erstreckt, sind die mo-



Fig. 130.

Gehirn eines Chimpanse von links und oben betrachtet, nach Grünbaum & Sherrington. Die motorischen Bezirke sind vertikal und schräg schraffiert. *S.c.* Sulcus centralis. *A* Bezirk für Beckenorgane und Bein: 1 Vagina, 2 Anus, 3 Zehen, 4 Fußgelenk, 5 Knie, 6 Hüfte. *B* Bezirk für den Rumpf: 7 Bauch, 8 Brust. *C* Arm: 9 Schulter, 10 Ellbogen, 11 Handgelenk, 12 Finger. *D*, *E* Hals- und Kopforgane: 13 Ohrbewegung, 14 Lider, 15 Nase, 16 Kieferschluß, 17 Kieferöffnung, 18 Kauen, 19 Stimmband. *O*, *O′* Stellen, deren Reizung Augenbewegungen macht, aber anscheinend nicht direkt motorisch.

torischen Bezirke ausschließlich in der vor dieser Furche liegenden Windung (Gyrus centralis anterior) zu finden, und entsprechen in ihrer Reihenfolge ziemlich derjenigen der Nervenursprünge; die für die tiefsten liegen zu oberst (Grünbaum & Sherrington). Sehr bemerkenswert ist, daß die Ausdehnung der motorischen Bezirke ziemlich der Feinheit der Bewegungen entspricht; so ist die Rumpfregion *B* sehr klein, die Armregion *C* und die Region für Kopf und Hals *DE* groß im Vergleich zur Beinregion *A*. Für niedere Affen s. Fig. 128, 129. Die Einzelbezirke überdecken sich vielfach. Die Furchen und Windungen haben nach dem Angeführten keine tiefere prinzipielle Bedeutung für die Lage der motorischen Bezirke.

Bei übermäßiger Reizung dieser Bezirke treten epileptische Krämpfe auf, bei Hund, Katze, Affe leicht, bei Kaninchen schwer, beim Frosche anscheinend garnicht. Sie bestehen aus tetanischen und klonischen Kontraktionen, welche oft von den Muskeln des gereizten Bezirks ausgehen, oder nur in diesen, resp. denjenigen der Nachbarbezirke auftreten, und sich spontan wiederholen können. Das Tier ist dabei bewußtlos, die Pupillen erweitert. Diese Epilepsie soll an die Rinde gebunden sein, dergestalt, daß Exstirpation derselben während des Anfalls den letzteren beseitigt, was aber bestritten wird.

Außer den Bewegungen an der Skelettmuskulatur sind bei Reizungen der motorischen Zone noch beobachtet: Pulsveränderungen (Schiff), vasomotorische und thermische Wirkungen (Eulenburg & Landois, Hitzig), Pupillenerweiterung (Parsons), Bewegungen der Eingeweide (Bochefontaine), Sekretionen (Lépine, Vulpian, Herwer), Blutungen (Schiff, Albertoni). Viele dieser Erfolge sind bestritten, oder nur als Begleiterscheinungen epileptischer Reizung anerkannt (François-Franck).

Die Zwangsbewegungen, welche bei Reizung gewisser Rindenstellen auftreten (Nothnagel), z. B. bei der Drehkrankheit der Schafe

infolge einer Parasitenzyste, sind wohl wesentlich reaktive Wirkung von Schwindelempfindungen (vgl. S. 292). Ebenfalls als reaktive Bewegungen werden vielfach aufgefaßt die Augenbewegungen, welche bei Reizung der okzipitalen Sehregion, sowie gewisser Teile des Stirnhirns (*O*, *O'* Fig. 130) auftreten.

Zur Reizung kann man sowohl tetanisierende Induktionsströme wie Schließungen und Oeffnungen konstanter Ströme verwenden. Die Gesetzmäßigkeiten der elektrischen Reizung erinnern vielfach an diejenigen für den Nerven; so wird die Erregbarkeit für eine Stromrichtung durch gleichgerichtete Bestandströme (S. 226) erhöht (Hermann & Gerber). Daß einsteigende Ströme, d. h. aufgesetzte Anoden, oft stärker erregen als aussteigende (Hitzig), könnte von Demarkationsströmen infolge Absterbens der Oberfläche herrühren (Gerber), aber auch mit Eigenschaften der Pyramidenzellen (s. unten) zusammenhängen.

Von anderen als elektrischen Reizungen der Großhirnoberfläche sind zwar Wirkungen behauptet, aber durchaus nicht allgemein anerkannt. Die Wirksamkeit chemischer Reize (Eulenburg & Landois) konnte Verf. nie sehen; diejenige mechanischer Reize (Couty, Luciani) wird ebenfalls bestritten (Vulpian).

Die Wirkung der Reizung erstreckt sich zuweilen auf beide Seiten (Exner, Couty); dies beruht jedoch lediglich auf Querverbindungen im Kopf- oder Rückenmark (Lewaschew, Franck & Pitres, Exner & Paneth). Ferner ist die Wirkung zuweilen gleichseitig, was nicht auf Rückkreuzung im Rückenmark (Lewaschew), sondern anscheinend auf ungekreuzten, nicht in den Pyramidenbahnen verlaufenden Fasern beruht (Wertheimer & Lepage).

Endlich beobachtet man bei Reizung des Rindenfeldes für eine Muskelgruppe oft gleichzeitig Erschlaffung der Antagonisten (Hering jun. & Sherrington). Vgl. auch S. 182. — Nach gekreuzter Vereinigung von Beuge- und Strecknerven bewegt sich das Tier im Laufe der Zeit wieder normal (Kennedy); auch der Gebrauch des Auges wird nach einiger Zeit wieder normal, wenn man die Insertion antagonistischer Augenmuskeln durch Transplantation vertauscht hat (Marina); die Funktion der motorischen Rindenbezirke kann sich also ändern und den Umständen anpassen.

Für die Hirnphysiologie ist es ungemein wichtig, zu entscheiden, welche Gebilde von den Reizen wirksam getroffen werden, vor allem, ob dieselben der Rinde angehören. Da nämlich die Reizung auch dann gleichen Effekt hat, wenn die Rinde an der Reizstelle durch einen der Oberfläche parallelen Schnitt vom Marke getrennt (H. Braun) oder ganz exstirpiert und die Elektroden auf das unterliegende Mark gesetzt sind (Hermann, Couty), so ist es sicher, daß die motorischen Fasern der Muskelgruppen regional geordnet aus der Rinde in den Stabkranz übergehen, und da wesentlich nur elektrische Reize wirken, wäre es denkbar, daß die Effekte nur auf den diese Stabkranzfasern treffenden Stromfäden beruhen. Jedoch sprechen folgende Umstände dafür, daß in der Tat zellige Elemente der Rinde (am unversehrten Gehirn) das primär Gereizte sind. Die Latenzzeit der Bewegungen ist größer bei Reizung an der

Rinde, als bei direkter Reizung des unterliegenden Marks (Franck & Pitres, Krawzoff & Langendorff, Bubnoff & Heidenhain); ferner tritt nach jeder Reizung eine kurze Unerregbarkeit ein („Refraktärstadium“, Broca & Richet); endlich bleibt nach tiefer Narkotisierung durch Aether etc., sowie nach Auftragen von Kokain auf die Rinde der Effekt aus, während derjenige vom Mark aus bestehen bleibt (Bubnoff & Heidenhain, Aducco). Weniger entscheidend ist, daß für die Rindenreizung stärkere Ströme nötig sind, als für diejenige am Stabkranz (Vulpian), ferner daß bei letzterer die epileptischen Erscheinungen ausbleiben (S. 301), oder ohne klonische Krämpfe sind (Ziehen).

Nach Exstirpation der motorischen Zone oder von Teilen derselben treten keine Lähmungen auf, sondern nur mangelhafter Gebrauch der betr. Gliedmaßen, etwa wie nach Störungen des Muskelgefühls, und auch diese Erscheinungen schwinden später vollständig (Hitzig, Nothnagel). Ueber andere Sensibilitätsstörungen s. unten. Regelmäßig aber entarten die Pyramidenbahnen in ihrem ganzen Verlauf durch innere Kapsel, Hirnschenkelfuß, Brücke, Kopf- und Rückenmark, so daß man in der Rinde des motorischen Bezirks zweifellos die Neuronzellen der Pyramidenfasern zu suchen hat. Wahrscheinlich sind es die hier besonders großen Pyramidenzellen (S. 282) der inneren Rindenschicht, und diese sind denn auch wahrscheinlich die von den elektrischen Reizströmen erregten Gebilde.

In der inneren Kapsel läßt sich die regionale Anordnung der motorischen Bahnen noch durch Reizung der Querschnittsfelder (vgl. Fig. 124 A, S. 283) nachweisen (Beevor & Horsley). Auch am Rückenmark ist der Reizeffekt der motorischen Großhirnrinde durch Aktionsströme nachweisbar (vgl. S. 262 f.), und kann hier, kombiniert mit partiellen Durchschneidungen, zur Verfolgung der motorischen Bahnen dienen (Eckhard u. A.). Da die Pyramidenbahnen nicht einzelne Muskeln, sondern koordinatorische Komplexe in Tätigkeit versetzen (S. 272), so ist der geordnete Charakter der von der Rinde ausgelösten Bewegungen begreiflich, ebenso die Tatsache, daß die ausgelösten Tetani das spinale Reiztempo 9—11 p. sek zeigen (Horsley & Schäfer).

Bei neugeborenen Tieren, deren Großhirnrinde noch wenig entwickelt ist, soll die Rindenreizung erfolglos sein, während die Markreizung wirkt (Soltmann u. A.): jedoch fehlt es nicht an Widerspruch.

3) Sensuelle und assoziative Bezirke.

Um Bezirke für Sinneswahrnehmungen aufzufinden, hat man namentlich Ausfallserscheinungen nach Exstirpationen oder bei pathologischen Defekten festzustellen gesucht. Die betr. Ermittelungen sind viel weniger sicher als die durch motorische Reizungen gewonnenen, und daher großenteils streitig.

Außer der blutigen Exstirpation hat man auch unblutige Wegschwemmungen mit kaltem Wasser verwendet (Goltz), ferner lokale Abtötungen durch ätzende Injektionen (Fournié u. A.). Auch hat man bei Reizung zentripetaler Nerven Rindenstellen gesucht, welche durch Aktionsstrom negativ gegen andere werden (v. Fleischl, Beck).

Noch heute stehen zwei auf Versuchen beruhende Aufstellungen einander gegenüber: Nach der einen (Goltz, Loeb u. A.) sind alle sensuellen Störungen im Wesentlichen gleich, an welcher Rindenstelle auch die Verletzung erfolgt sei, nur vom Umfang des Defektes abhängig, und nicht auf Wegfall sinnlicher Eindrücke, sondern auf Verlust zahlreicher Erinnerungsbilder und Abnahme der Intelligenz zu beziehen: das Tier erkennt ihm früher wohlbekannte Personen, Gegenstände, Rufe nicht wieder und versteht nicht, unter ungewöhnlichen Verhältnissen, z. B. gegenüber Hindernissen, in ihm sonst geläufiger Weise zweckmäßig zu verfahren. Der einzige Einfluß des Ortes der Verletzung beziehe sich auf Veränderungen des Charakters.

Die verbreitetere Lehre (Munk u. A.) behauptet auch für die sensuellen Tätigkeiten eine strenge Lokalisation. Weit sicherer als durch Versuche wird durch pathologische Tatsachen bewiesen, daß ein großer Teil des Hinterhauptslappens zum Gesichtssinn, und ein großer Teil des Schläfenlappens zum Gehörsinn in Beziehung steht. Sehr zweifelhaft sind die Angaben über Lokalisation des Geruchsinns (Gyrus hippocampi?) und des Geschmacksinns. Das Gefühl soll in denselben Bezirken wie die motorische Innervation der betr. Gliedmaßen lokalisiert sein, deren Bezirke daher auch als „Fühlsphären“ bezeichnet werden. Fig. 126—129 stellen diese Lehre dar.

Auch die sensuellen Ausfallserscheinungen nach Exstirpationen sind (wie die motorischen) vergänglich. Eine Aeffin, welche die fast vollständige Wegnahme der linken Hemisphäre 11 Jahre überlebte, zeigte normale Intelligenz, normalen Gang, nur habituelle Gebrauchsenthaltung im linken Arm, den sie aber unter Zwang benutzte, und abgestumpfte Sensibilität (Goltz).

Daß die sog. motorischen Bezirke auch sensible Beziehungen (Muskelsinn) haben, ist schon S. 303 angedeutet; nach Exstirpation derselben treten aber auch Tastsinnstörungen in den betr. Teilen auf (Hermann & Borosnyai, Goltz). Man hat sogar versucht, die Bewegungen als Reaktionen auf Empfindungen zu deuten, welche der Reiz bewirke, was aber durch die Versuche mit Stabkranzreizung widerlegt wird. Aehnlich deuten manche die Augenbewegungen bei Reizung der Sehregion am Hinterhauptslappen (S. 302). Die nach Exstirpation einer Hinterhauptsrinde auftretende Blindheit erstreckt sich auf den gleichseitigen Tractus opticus (Munk), also je nach der Kreuzung im Chiasma auf bestimmte homonyme Teile beider Netzhäute (vgl. Kap. VII). Bei

Tieren mit totaler Sehnervenkreuzung tritt nach Exstirpation einer Okzipitalrinde und des gleichseitigen Auges totale Blindheit ein; nach einiger Zeit sieht aber das erhaltene Auge wieder (Stefani). Dies beruht auf Querverbindungen beider Lobi optici, denn nach Exstirpation des Lobus der operierten Seite wird das Tier wieder blind (Stefani & Gallerani). Nach Hitzig ist die Lage des Sehbezirks unbekannt; Wegnahme des Gyrus sigmoideus stört seine Funktion ebensowohl wie solche der Hinterhauptsrinde.

Nach einer Reihe von Autoren (Flechsig u. A.) füllen die sensuellen und motorischen Bezirke (auch als Projektionszentra bezeichnet) nicht die ganze Oberfläche der Hirnrinde aus, sondern es existieren zwischen und neben ihnen noch assoziative Bezirke, ohne Stabkranzverbindungen, welche die höheren intellektuellen Funktionen repräsentieren und ihrerseits mit allen Sinnesbezirken in Verbindung stehen. Nach Flechsig sind es drei: ein frontaler Bezirk (von jeher ist aus kraniometrischen Gründen dem Stirnhirn besondere intellektuelle Bedeutung zugeschrieben worden), ein parietal-temporaler, und ein insulärer. Solche Bezirke will man auch experimentell nachgewiesen haben (Demoor, Franz).

Von pathologisch am Menschen nachgewiesenen Lokalisationen ist noch die des Sprachvermögens anzuführen. Erkrankung oder Zerstörung der Rinde der unmittelbar an die Fossa Sylvii angrenzenden dritten Stirn- und ersten Schläfenwindung, sowie der in der Tiefe der Fossa Sylvii liegenden Insel und Vormauer (S. 282 und Fig. 124), bedingt Sprachstörung (Aphasie), und zwar entweder mehr motorische (Vernichtung des Sprachausdrucks, meist auch der Schreibfähigkeit), wenn die Läsion in der Stirnwindung, oder mehr sensible (Worttaubheit), wenn sie in der Schläfenwindung liegt (Broca, Kussmaul, Wernicke u. A.). Bei der Aphasie findet sich die Läsion meist in der linken Hemisphäre, verbunden mit rechtsseitiger Hemiplegie; rechts nur bei Linkshändern; man schließt hieraus, daß im Zusammenhang mit dem überwiegenden Gebrauch der rechten Hand und dem rechtshändigen Schreiben vorzugsweise das Zentrum der linken Hemisphäre ausgebildet ist. Aphasische lernen häufig das Schreiben mit der linken Hand. Die nur einseitige Ausbildung eines anscheinend bilateral angelegten Zentrums sucht man daraus zu erklären, daß die Sprache unbedingt symmetrisches Zusammenwirken beider Seiten erfordert, und ein solches nicht durch zwei einseitig wirkende Zentra erreichbar scheint.

Aehnlich wie das Sprachzentrum in der Gegend der Zungen- und Kehlkopf- sowie der Hörbezirke liegt, scheint beim Kaninchen ein Zentrum für Fressen und Schlucken in der Nähe der betr. motorischen und sensuellen (Geschmacks-) Bezirke zu liegen (Gad & Tscherbak, Réthi).

4) Speziellere psychische Lokalisationen.

Die unwissenschaftlichen Behauptungen der sog. Phrenologie, daß die verschiedenen „Triebe" der Seele an bestimmte Hirnbezirke gebunden seien, sind als falsch erkannt.

Aber auch die vorstehend angeführten regionalen Lokalisationen berechtigen in keiner Weise, für das Seelenorgan eine andere Lokalisation zu behaupten, als die, daß die Verbindungen desselben mit der sensiblen und motorischen Peripherie an bestimmt angeordneten Punkten stattfinden, daß die sensuellen Fasern an solchen in die Rinde einstrahlen und die motorischen von bestimmten Zellen der innersten Rindenschicht ihren Ursprung nehmen. Insbesondere ist die Behauptung unerwiesen und selbst unwahrscheinlich, daß die sensuellen Erinnerungsbilder an bestimmten Stellen, und zwar in den betr. Sinnessphären der Rinde ihr materielles Substrat haben.

Am weitesten geht in dieser Richtung die Angabe (Munk), daß die Fläche der Hinterhauptsrinde eine Projektion der Netzhautelemente darstelle, in dem Sinne, daß eine bestimmte Region (*A'* in Fig. 126, 127) der Netzhautmitte entspreche und zugleich Sitz der hauptsächlich durch das zentrale Sehen (Kap. VII) erworbenen optischen Erinnerungsbilder sei. Es liegt auf der Hand, daß ein optisches Erinnerungsbild, z. B. das der Peitsche für den Hund, nichts mit der Abbildung auf der Netzhaut resp. ihrer Projektion, zu tun hat, sondern sich aus tausend an Form, Größe und Lage verschiedenen Netzhautabbildungen ausbildet. Auch ist die Annahme räumlich deponierter Erinnerungsbilder sehr oberflächlich und unbefriedigend. Eine ähnliche Bedeutung für das Hören ist der Stelle *B'* Fig. 126, 127, angeblich Projektion des tonempfindenden Apparats und Sitz der Schallerinnerungen, zugeschrieben worden. Nach Exstirpation dieser Stellen sollten die Erinnerungsbilder verloren gehen, ohne Blindheit, resp. Taubheit, und die Reste der Sinnessphären sollten neue Erinnerungsbilder mittels peripherischen Sehens etc. deponieren können. Auch die aus den Erscheinungen der Aphasie abgeleiteten Spekulationen über den Sitz sprachlicher und begrifflicher Erinnerungsbilder sind unbefriedigend. Die Mechanik des psychischen Organs erscheint vorläufig ebenso unerforschlich, wie das Wesen der Seelentätigkeit überhaupt.

Sogar die verbreitete Lehre, daß die Großhirnrinde ausschließliches Organ bewußter Vorgänge sei, erscheint aus vielen Gründen unhaltbar. Weder enthält die Hirnrinde anatomische Elemente so besonderer Art, daß man ihnen eine prinzipiell von denjenigen anderer Nervenzellen verschiedene Funktion mit Wahrscheinlichkeit zuschreiben kann, noch wird man berechtigt sein, denjenigen Tieren, welchen ein Analogon des Großhirns fehlt, jedes Bewußtsein abzusprechen. Auch das ist unhaltbar, diejenigen Reaktionen, für welche nicht bloß die augenblicklichen, sondern auch vergangene Eindrücke (Erinnerungsbilder, Erfahrung, Lernen) von Einfluß sind, besonderen Apparaten zuzuschreiben: denn auch die rein

spinalen Reflexe werden beständig nach Maßgabe der Einwirkungen umgestaltet (vgl. S. 273). Konsequenter erscheint es, jede Art der tierischen Reaktion als mit irgend einem Grad von Bewußtsein erfolgend anzusehen, und der scheinbare Widerspruch, welcher zwischen der einheitlichen Ich-Empfindung und einem Multiplum bewußter Apparate, welche sich bis ins Rückenmark erstrecken, besteht, ist auch dann vorhanden, wenn man das räumlich so ausgedehnte Großhirn als ausschließliches Seelenorgan betrachtet. Da ferner alle Nervenzellen aus der Eizelle hervorgehen, und die niedersten Tierformen überhaupt kein Nervensystem besitzen, muß man sogar folgerichtig das Bewußtsein zu den allgemeinen Funktionen des Protoplasmas rechnen, da man unmöglich annehmen kann, daß eine so fundamentale Erscheinung auf irgend einer onto- oder phylogenetischen Entwicklungsstufe unvermittelt auftritt. Die weitere Fortsetzung dieser Betrachtung über den Bereich der organisierten Materie hinaus, d. h. die Annahme, daß das Bewußtsein der Materie schlechtweg zukomme, erscheint dagegen logisch nicht notwendig.

d. Die Reaktion und die bewußte Handlung.

Nach den vorstehenden Erwägungen könnte der S. 251 als maschinenmäßige Verkettung zentripetaler und zentrifugaler Erregung hingestellte Reflex nicht mehr als unbewußter, rein mechanischer Vorgang gelten. Andrerseits aber fehlt es nicht an Stimmen, welche auch die kompliziertesten bewußten Handlungen als eine rein mechanische Folge der augenblicklichen und früheren sinnlichen Eindrücke auffassen und die Empfindung des freien Willens für eine großartige Täuschung erklären. Daß in der Tat zwischen dem einfachsten Niveaureflex und der bewußten Handlung eine kontinuierliche Reihe von Abstufungen besteht, ist sicher (vgl. auch S. 293). Begleitende seelische Tätigkeiten kann jeder nur in sich selbst wahrnehmen, und es ist nur ein Analogieschluß, daß auch das Tier und der Mitmensch beseelt sind, und nicht bloß vermöge einer unendlich komplizierten Maschinerie unbewußt reagieren. Geht man davon aus, daß auf dem materiellen Gebiete strengste Kausalität herrschen muß, also ein Eingreifen etwaiger nicht materieller Vorgänge undenkbar erscheint, so wird man, um die Erscheinung des freien Willens zu begreifen, zu der Annahme gedrängt, daß auch auf psychischem Gebiete streng kausaler Zusammenhang herrscht, und vermöge eines Parallelismus der psychischen und materiellen Vorgänge in den Endergebnissen eine gewisse Uebereinstimmung obwaltet, so daß das mechanisch Notwendige zugleich das Gewollte ist.

Wie unbefriedigend und nichtssagend aber auch dieser Ausweg ist, sieht man leicht ein, wenn man sich vergegenwärtigt, daß eine gestellte mathematische Aufgabe in milliardenfachen Variationen der auf die Sinne wirkenden Mechanik ausgedrückt sein kann (mündlich, schriftlich in allen Sprachen und individuellen Zufälligkeiten der Laute und Schriftzüge), ebenso die Lösung, und daß doch die letztere zur ersteren in fester logischer Beziehung steht. Eine mechanische Verkettung erscheint hier undenkbar; es stellt sich vielmehr der psychische Prozeß als etwas völlig Selbständiges dar, welches über die materielle Mechanik wie über ein relativ untergeordnetes Hilfsmittel spielend verfügt.

Diese Andeutungen müssen genügen, vor Augen zu führen, wie hoffnungslos die Lösung der uralten Frage nach dem Zusammenhang des Geistigen und Körperlichen auch für die Physiologie ist.

Unabhängig von diesen Fragen kann man sich folgendes Bild von der zentralen Mechanik der tierischen Reaktion machen. Der größte Teil der Reaktionen erfolgt offenbar zum Schutze des Organismus und besteht in Beseitigung einwirkender Reize, namentlich derjenigen, welche die Empfindung der Unlust oder des Schmerzes bewirken. Die einfachsten Reaktionen, soweit sie nicht schon ohne Intervention des Nervensystems durch Eigenschaften der Gewebe, resp. ihrer Zellen, sich abspielen, erfolgen durch die Niveaureflexe. Alle Niveauzentra stehen aber unter der positiven und negativen (hemmenden) Einwirkung höherer Zentra (wie solche bereits im Kopfmark nachweisbar sind, S. 288 f.), namentlich derjenigen, auf welche die höheren Sinne einwirken und somit ein weit umfassenderer Einfluß der sinnlichen Peripherie stattfindet (S. 294). In den höchsten Zentren gestalten sich auch am umfassendsten die bleibenden Einwirkungen vergangener Eindrücke als Erinnerung, Erfahrung und Lernen. Viele Tatsachen sprechen dafür, daß mit der höheren Stellung der Zentra auch ihre Erregbarkeit wächst, so daß z. B. der dyspnoische Reiz das Kopfmark leichter erregt als das Rückenmark, ebenso auch die Zartheit ihrer Organisation, so daß das Gehirn Schädlichkeiten leichter unterliegt und früher abstirbt, als das Rückenmark. Endlich können anscheinend nach dem Wegfall höherer Zentra die tieferen einen stärkeren Grad von Selbständigkeit und Reaktionsfähigkeit erwerben (spinale Atmung, spinaler Gefäßtonus). In welcher Weise das Prinzip der minimalen Erregung zur Bahnung von Reflexen und zur Erwerbung zweckmäßiger Koordinationen führt, ist unbekannt (vgl. S. 273).

Die Reaktion erstreckt sich nicht allein auf die animalische Bewegung im engeren Sinne, sondern auch auf die Organe des Kreislaufs,

der Absonderung u. s. f. Die Begleiterscheinungen psychischer Affekte, der Aufmerksamkeit, der leidenschaftlichen Erregung u. dgl. (Rötung, Erblassen, Puls- und Atmungsveränderungen) sind bekannt und vielfach genauer festgestellt. Man vermutet, daß auch diese Erscheinungen zweckmäßige Schutzmittel sind; jedoch ist der nähere Zusammenhang noch nicht zu übersehen.

Diejenigen affektiven Bewegungen, welche sich in willkürlichen Organen abspielen, lassen sich ganz wie die Reflexe durch Willen und Uebung unterdrücken. Dasselbe ist der Fall bei den unwillkürlichen Mitbewegungen oder assoziierten Bewegungen, welche viele Willkürbewegungen begleiten (Stirnrunzeln bei Muskelanstrengung, Mitbewegung der Arme beim Gehen, Parallelspiel der linken Hand mit der rechten beim lernenden Klavierspieler u. dgl.). Auch bei den assoziierten Bewegungen läßt sich vielfach Zweckmäßigkeit nachweisen.

Auf sensiblem Gebiet gibt es Erscheinungen, welche eine gewisse Analogie mit der motorischen Innervation zeigen, die Mitempfindungen oder assoziierten (auch konjugierten) Empfindungen im Bereiche nicht direkt erregter sensibler Fasern, welche aber meist demselben Nerven angehören. Manche Personen haben beim Kratzen gewisser Stellen der Kopfhaut, oder auch bei juckenden oder schmerzhaften Reizungen, auch an bestimmten andern Stellen Empfindungen. Fast jeder empfindet Kitzel und Hustenreiz im Kehlkopf bei Berührung der ebenfalls vom Vagus versorgten Trommelfellgegend. Ueber die als Irradiation bezeichneten Erscheinungen s. unter Tastsinn und Sehen.

e. Der Schlaf.

In ziemlich regelmäßigen Intervallen werden die psychischen Funktionen durch den Schlaf auf längere Zeit unterbrochen. Das Einschlafen wird durch körperliche und geistige Ermüdung befördert, kann aber trotz starker Müdigkeit durch den Willen und besonders durch Sinnesreize unterdrückt werden. Andererseits ist Abhaltung der Sinnesreize, z. B. Dunkelheit, Stille, die gleichmäßige Wärme des Bettes, dem Einschlafen förderlich und kann auch ohne Ermüdung Schlaf bewirken. Das Erwachen geschieht ebenfalls meist durch Sinnesreize, wie Tageshelle, Berührungen, Geräusche.

Das Einschlafen ist wie das Erwachen ein plötzlicher Vorgang, doch geht ersterem ein kurzes Uebergangsstadium voraus, in welchem die sinnlichen Wahrnehmungen undeutlich werden und Täuschungen oder Halluzinationen, d. h. Sinnesbilder ohne reelle äußere Ursache, auftreten. Im Schlafe selbst ist das Bewußtsein suspendiert, aber nicht immer vollständig (Träume); die automatischen und reflektorischen Tätigkeiten und die Eingeweidefunktionen bleiben in regelmäßigem Gange. So wehrt sich der Schlafende gegen kitzelnde Berührung, ändert unbequeme Lagen, bedeckt entblößte Körperstellen. Hierher gehört auch, daß starke Fül-

lung der Blase und des Mastdarms im normalen Schlaf keine reflektorische Entleerung machen, sondern ein zerebraler Hemmungsreflex oder Erwachen eintritt. Das Gesicht ist meist etwas gerötet, die Lider geschlossen, die Augäpfel nach innen und etwas nach oben gedreht (nach SANDER nur im Beginn und gegen Ende des Schlafes, nach GRUT bei tiefem Schlaf etwas nach außen), die Pupillen verengt, erweitern sich aber auf jeden Sinnesreiz; Puls und Atmung sind verlangsamt, letztere auch in ihrem Habitus verändert: die Exspiration ist im Verhältnis zur Inspiration länger als im Wachen, und die Rippenatmung im Verhältnis zur Zwerchfellatmung begünstigt; ferner zeigt sich im Rythmus eine Gruppenbildung, welche an das CHEYNE-STOKES'sche Phänomen (Kap. IX) erinnert (MOSSO). Die Gefäße der Extremitäten sind im Schlafe erweitert (das Armvolum ist vergrößert, HOWELL) und kontrahieren sich durch Sinnesreize und beim Erwachen; das Gehirn scheint also im Schlaf blutärmer zu sein als im Wachen, jedoch nimmt sein Volum beim Erwachen nicht immer zu, sondern zuweilen ab; übrigens fehlt es nicht an abweichenden, sogar entgegengesetzten Angaben. (Vgl. auch unten S. 319.)

Daß Blutarmut des Gehirns Ursache, oder vielleicht nur Bedingung des Schlafes ist, schließt man u. A. auch daraus, daß junge Hunde, welche leicht durch Streicheln in Schlaf versetzt werden, nicht einschlafen, wenn der Kopf nach unten hängt (TARCHANOFF). Junge Hunde sterben, wenn man sie am Schlafe hindert, nach wenigen Tagen unter starker Abkühlung und Gewichtsverminderung (v. MANASSEIN). Nach langer Schlaflosigkeit sollen degenerative Prozesse in vielen Neuronzellen (Spinalganglien, Klein- und Großhirnrinde) auftreten (DADDI).

Die Träume sind im Schlafe auftretende Halluzinationen mannigfachster Art. In den sich abspielenden scheinbaren Erlebnissen des Schlafenden, von welchen übrigens die Erinnerung nur sehr unvollkommen berichtet, fehlt die logische Beherrschung, so daß unmögliche Kombinationen von Tatsachen, geistreich erscheinende, aber in Wirklichkeit sinnlose Unterhaltungen und Lösungen von Aufgaben vorkommen. Bei manchen Träumen läßt sich ein äußerer Eindruck (Entblößung, Stoß) als Veranlassung nachweisen.

Bei flachem Schlaf sollen die Träume mehr an die letzten Erlebnisse anknüpfen, bei tiefem mehr an die Vergangenheit (VASCHIDE).

Die Tiefe des Schlafes läßt sich durch die Intensität des zum Erwecken nötigen Reizes ermessen (KOHLSCHÜTTER). Sie nimmt vom Beginn des Schlafes zuerst sehr schnell, dann langsamer zu, bis etwa zum Ende der ersten oder zweiten Stunde, dann wieder ab, zuerst schnell, dann sehr langsam bis zum Erwachen; gegen Morgen soll eine nochmalige Vertiefung eintreten (MÖNNINGHOFF & PIESBERGEN). Häufig stellen sich

ohne bekannte Ursachen Verflachungen ein, denen dann wieder Vertiefungen folgen; je tiefer der Schlaf überhaupt wird, um so länger dauert er.

Die nähere Ursache, welche die Großhirnrinde außer Tätigkeit setzt, ist unbekannt. Die meisten Angaben über Veränderungen im Gehirn sind unbewiesene und zum Teil höchst unwahrscheinliche Vermutungen. Die oben angegebenen Tatsachen zeigen, daß Schlaf und Wachen im engsten Zusammenhang mit den Sinneseindrücken stehen, und man könnte sagen, daß zur Erhaltung der gewöhnlichen Tätigkeit der Rinde, d. h. des wachen Zustandes, beständige Sinneseindrücke nötig sind, womit aber das Rätsel keineswegs gelöst ist. An einem Individuum, welches anästhetisch und außerdem einseitig blind und taub war, trat bei Verschluß des noch fungierenden Auges und Ohres stets Schlaf ein, und nur Eindrücke auf diese Organe machten Erwachen (Strümpell).

Am unwahrscheinlichsten sind diejenigen Schlaftheorien, welche eine Einwirkung von Ermüdungsstoffen oder toxischen Stoffwechselprodukten auf die Hirnrinde behaupten (Preyer, Errera, R. Dubois u. A.). Manche nehmen an, daß der Schlaf auf vasomotorischer Verengerung der Hirngefäße beruhe (s. oben). Andere wollen ihn auf Retraktion der Dendriten der Rindenzellen (p. 252) zurückführen, wofür gewisse der Bestätigung bedürftige Beobachtungen an der Rinde narkotisierter und winterschlafender Tiere nach der Golgi'schen Methode geltend gemacht werden (Demoor, Querton u. A.).

Abnorme Schlafarten, in welchen Gehbewegungen und andere selbständige Handlungen vorkommen, nennt man Somnambulismus; abnorm tiefer Schlaf, mit Unmöglichkeit des Erweckens und ungehemmten reflektorischen Entleerungen, kommt pathologisch und toxisch vor, und wird als Sopor oder Koma bezeichnet. Als Hypnotismus bezeichnet man eine Art von Somnambulismus, welcher bei manchen Personen durch verschiedene Mittel hervorgerufen werden kann; was bei letzteren wesentlich und was unwesentlich ist, läßt sich aus den ziemlich kritiklosen Angaben dieses Gebietes nicht entnehmen; die Reflexerregbarkeit soll im hypnotischen Zustande erhöht sein (Heidenhain). Tiere werden durch behutsames Niederlegen in einen Ruhezustand versetzt (Kircher's Experimentum mirabile), welcher von Einigen als Schlaf oder Hypnotismus, von Anderen als bloße Einschüchterung angesehen wird.

f. Zeitliche Verhältnisse der psychischen Funktionen.

Bei der Bestimmung von Sterndurchgangszeiten nach dem Gehör (Pendelschläge) nahmen die Astronomen wahr (Maskelyne 1785, Bessel 1814 u. A.), daß die Angaben zweier Beobachter um eine konstante Zeitgröße differieren (die sog. persönliche Gleichung). Dieselbe Erscheinung

zeigte sich, als (seit 1854) die Zeiten nicht mehr nach dem Gehör, sondern durch graphische Zeichen auf rotierenden Zylindern markiert wurden. Die Vermutung, daß die Ursache in einem (individuell variierenden) Zeitverlust zwischen der optischen Einwirkung und der reaktiven Bewegung liege, wurde zur Gewißheit, als auch bei Beobachtung künstlicher Sterndurchgänge, deren absoluter Moment sich selbst aufzeichnete, eine meßbare Zeit, bis über $^1/_3$ Sekunde verging, ehe der Beobachter den Vorgang markierte (Hirsch & Plantamour 1863). Aus diesen Anfängen entwickelten sich zahlreiche Messungen psychischer Zeitaufwände, von denen hier Folgendes angeführt wird.

1) Die Reaktionszeit.

Die eben erwähnte Zeit zwischen einem Sinneseindruck und der (verabredeten) bewußten Reaktion auf denselben, entweder roh oder nach Abzug der sensiblen und motorischen Nervenleitungszeit und der muskulären Latenzzeit, bezeichnet man als Reaktionszeit (Exner).

Die astronomische Registriermethode mit ihren mannigfachen Variationen dient denn auch zur Messung der Reaktionszeit; auf einer gleichmäßig rotierenden Fläche, wie beim Kymo- oder Myographion, werden durch den Reiz und die reaktive Muskelbewegung zwei Marken gemacht und deren Abstand gemessen; meist wird die Zeit gleichzeitig durch ein Sekundenpendel oder eine Stimmgabel aufgeschrieben; die Uebertragung auf die Schreibspitzen geschieht meist elektromagnetisch. Mechanische und elektrische Reize lassen sich besonders leicht notieren, ebenso die Reaktion, wenn sie in der Oeffnung eines Kontaktes durch Handbewegung besteht. Optische und akustische Reize kann der Apparat selbst, z. B. als elektrischen Funken und dessen Knall, in einer Durchgangslage auslösen (vgl. S. 129); auch kann das Anreißen einer Metallsaite mit metallischem Stift den Registrierstrom im Momente des akustischen Vorgangs öffnen; akustische Reaktionen (Aussprechen eines Lautes) können phonautographisch notiert werden. Endlich kann auch die Pouillet'sche Methode (**127**) oder Uhrwerke mit Zeigerarretierungen (Hipp'sches Chronoskop) zur Messung benutzt werden; im letzteren Fall setzt der Experimentator den Zeiger gleichzeitig mit der Reizgebung in Bewegung, indem er z. B. gleichzeitig einen Strom schließt, der durch eine Geissler'sche Röhre geht, welche das Objekt beleuchtet; die Reaktion der Versuchsperson arretiert den Zeiger. Alle diese Methoden, deren Zahl sich beständig vermehrt, dienen zugleich zur Messung der Reflexzeit (S. 267) und indirekt zu derjenigen der Leitungsgeschwindigkeit sensibler Nerven (S. 218).

Da die Reaktionszeit u. a. die Wahrnehmungszeit und die Zeit der Entschlußfassung enthält, so ist es verständlich, daß sie ungemein variabel ist. Sie variiert vor Allem nach dem Sinnesorgan und innerhalb desselben Sinnes auch nach der Reizstelle, auch abgesehen von der Verschiedenheit der zu durchlaufenden Nervenlängen, so daß schon dieser Umstand die Messungen der Leitungsgeschwindigkeit mittels der Reak-

tionszeit vereitelt (vgl. S. 218): geübtere sensible Bezirke, z. B. die Netzhautmitte, die Fingerkuppen, bedingen raschere Reaktion, als weniger geübte desselben Sinnes (Peripherie der Netzhaut, Armhaut). Ferner reagieren die Individuen je nach ihrem Temperament und der augenblicklichen Stimmung verschieden rasch. Auf stärkere Reize wird schneller reagiert: Kälte verkürzt, Alkohol verlängert die Reaktionszeit. Dieser Verlängerung geht eine Verkürzung voran; bei Aether, Chloroform etc. erfolgt zuerst Verlängerung und dann Verkürzung. Am meisten endlich kommt es auf Aufmerksamkeit und Uebung an: vorheriges Avertieren verkürzt die Reaktionszeit. (DONDERS & DE JAGER, EXNER, V. KRIES & AUERBACH u. A.) Die Reaktionszeit beträgt in Sekunden bei

optischem Reiz	akustischem Reiz	Tastreiz	Geschmacksreiz	Beobachter
0,200	0,149	0,182 (Hand)	.	HIRSCH
0,225	0,151	0,155	.	HANKEL
0,188	0,180	0,154 (Nacken)	.	DONDERS
0,194	0,182	0,130 (Stirn)	.	V. WITTICH
0.175	0.128	0,188	.	WUNDT
0,151	0,136	0,128 (linke Hand)	.	EXNER
0,191	0,122	0,147	.	AUERBACH
		0.089 (Zunge)	0.16—0.22	V. VINTSCHGAU

Auf Wärmereize wird viel später reagiert als auf Kältereize (GOLDSCHEIDER, V. VINTSCHGAU). Für Geruchsreize lassen sich keine exakten Bestimmungen ausführen; die Reaktionszeit wird zu 0.2—0.7 sek angegeben (BUCCOLA, BEAUNIS, VASCHIDE).

Nach neueren Untersuchungen (WUNDT und dessen Schüler) fällt die Reaktionszeit sehr verschieden aus, je nachdem die Spannung mehr auf die Wahrnehmung oder auf die reaktive Bewegung gerichtet ist; die „sensorielle“ Reaktionszeit ist viel länger als die „muskuläre“. Hierdurch verlieren die Zahlenwerte überhaupt sehr an Interesse. Auch Beziehungen zu den Atmungsphasen, zur Pulsfrequenz u. dgl. werden beobachtet.

Reaktionen, welche im Nachlaß einer Kontraktion bestehen, erfolgen nach GAD & ORSCHANSKY ebenso schnell wie reaktive Kontraktionen, nach CLEGHORN & STEWART langsamer.

Die Reaktionszeiten sind, wie man sieht, viel länger als die Reflexzeiten. Die Verkürzung der ersteren durch Uebung kann so gedeutet werden, daß oft wiederholte Reaktionen dem Charakter des Reflexes sich nähern (vgl. S. 273).

2) Die Wahrnehmungszeiten.

Die Reaktionszeit setzt sich, wie man annehmen darf, zusammen aus einer für die Wahrnehmung und einer für die Entschlußfassung

nötigen Zeit, in welcher letzteren die Zeit der etwa erforderlichen Ueberlegung inbegriffen ist.

Der sensuelle Anteil der Reaktionszeit ergibt sich schon aus dem verschiedenen Werte der letzteren bei verschiedenen Sinnesorganen und Sinnesregionen. Er setzt sich zusammen: 1. aus der Zeit, während welcher der Sinnesreiz auf das Sinnesorgan wirken muß, um überhaupt wahrgenommen zu werden; diese Zeit kann man die Präsentationszeit nennen; 2. aus der Zeit bis zum Bewußtwerden der Empfindung, welche man Wahrnehmungszeit nennen kann; 3. aus der Zeit bis zur Erkennung der besonderen Qualitäten der Empfindung (Farbe, Helligkeit, Tonhöhe, Gestalt etc.), der sog. Apperzeptionszeit.

1. Ueber Präsentationszeiten (zuweilen mit der Apperzeptionszeit verwechselt) existieren hauptsächlich optische Bestimmungen. Zur Wahrnehmung überhaupt genügen hier fast unmeßbare kurze Einwirkungen, wie die Sichtbarkeit des Blitzes, des elektrischen Funkens und der durch solche beleuchteten Gegenstände beweist. Soll der Gegenstand genau erkannt werden, z. B. große Buchstaben, so beträgt die erforderliche Präsentationszeit etwa 0,0005 sek; sie ist um so größer, je kleiner das Objekt und je weniger es sich von seinem Grunde auszeichnet; folgt unmittelbar auf das Verschwinden eines Objekts ein zweites, so muß das erste, um erkannt zu werden, länger betrachtet werden, und zwar um so länger je stärker der zweite Reiz und je komplizierter gestaltet das erste Objekt ist (Helmholtz & Baxt; ähnlich sind die neueren Ergebnisse von Cattell). Richtet man vor der momentanen Beleuchtung eines bekannten Objekts die Aufmerksamkeit auf einen Teil desselben, so wird derselbe wahrnehmbar, während er es vorher wegen zu kurzer Beleuchtung nicht war (Helmholtz). Natürlich dürfen diese Zeiten nicht mit den viel längeren Zeiten, welche das Erkennen selbst in Anspruch nimmt, verwechselt werden; das Erkennen erfolgt, nachdem das Objekt längst verschwunden ist, mittels des Nachbildes und der Erinnerung. Auf akustischem Gebiet ist die Frage der Präsentationszeit verwickelter, da das Objekt selber, z. B. eine Tonhöhe, erst in der Zeit sich darstellen kann; zur Erkennung eines Tones müssen 16 bis 20 Schwingungen desselben auf das Ohr gewirkt haben (Exner), die Präsentationszeit wächst also mit abnehmender Höhe; indes mischt sich hier die Wahrnehmungszeit selber bei (s. unten).

2. Die Wahrnehmungszeit (Perzeptionszeit) läßt sich nicht messen. Einen gewissen Aufschluß erhält man aus den Unterschieden der Reaktionszeiten bei derselben Versuchsperson. Nimmt man an, daß die Ueberlegung und der Entschluß stets gleiche Zeit kostet, welches auch der Sinnesreiz sei (was übrigens sehr zweifelhaft ist), so müßte z. B. in den Versuchen von Hirsch (S. 313) für den optischen Reiz die Wahrnehmungszeit jedenfalls mehr als 0,051 sek betragen, da die optische Reaktionszeit um diesen Betrag länger ist als die akustische, und bei letzterer die Wahrnehmungszeit nicht Null sein kann. Da die akustische Reaktionszeit bei tiefen Tönen länger ist als bei hohen (G. Martius), so müssen erstere langsamer wahrgenommen werden.

3. Ueber Apperzeptionszeiten existieren zahlreiche Versuche. Sie bestehen meist darin, daß die Versuchsperson erst dann zu reagieren hat, wenn sie die Objektqualität erkannt hat, z. B. ob das präsentierte Licht rot oder blau, zentral oder peri-

pherisch, nahe oder fern, ob der Schall ein Ton oder ein Geräusch war. Um dies zu sichern, kann man entweder bei unregelmäßig wechselnden Qualitäten nur auf eine bestimmte reagieren lassen, z. B. nur auf rotes Licht, während der Experimentator nach Belieben Rot und Blau erscheinen läßt, oder man kann das Objekt mit der Reaktion verschwinden lassen, z. B. durch Oeffnung des lichtgebenden Stroms bei der Geissler-schen Röhre, und die Erkennung der Qualität seitens der Versuchsperson durch Angabe konstatieren. In allen diesen Fällen zeigt sich die erforderliche Zeit länger als bei einfacher Reaktion auf Licht, Schall etc. überhaupt: wenn man die letztere Zeit (die sog. einfache Reaktionszeit) von der gefundenen Zeit in Abzug bringt, so ergibt sich die Verlängerung, d. h. die Apperzeptionszeit. Dieselbe betrug in Sekunden

nach v. Kries & Auerbach:	
für optische Richtungslokalisation	0,011
„ Farbenunterscheidung	0,012
„ Gehörslokalisation	0,015—0,062
„ Unterscheidung zweier Töne	0,019—0,034
„ Lokalisation von Tastempfindungen	0,021
„ optische Entfernungslokalisation	0,022
„ Unterscheidung von Ton und Geräusch	0,022
„ Unterscheidung zweier verschieden starker Tastreize	0,033—0,053
nach Wundt & Friedrich:	
„ Unterscheidung von 2 Farben	0,019—0,084
„ „ „ 4 „	0,066—0,234
„ Erkennung 1—3ziffriger Zahlen	0,320—0,346
„ „ 4 „ „	0,481*)
„ „ 5 „ „	0,670
„ „ 6 „ „	1,043
nach Tigerstedt & Bergquist:	
„ Erkennung 1—3ziffriger Zahlen	0,015—0,035
nach Wundt & Merkel:	
„ Erkennung einer Ziffer	0,021—0,025
nach v. Vintschgau:	
„ Unterscheidung zweier Geschmäcke	0,12—0,22

3) Die Ueberlegungs- und Entschlußzeit (Wahlzeit).

Zunächst zeigt sich der nicht sensuelle Bestandteil der Reaktionszeit dadurch deutlich, daß dieselbe bei stets gleichem Reiz verschieden ausfällt, je nach der Art der Reaktion. Ist für die Art der Reaktion eine besondere Ueberlegung nötig, so verlängert dies die Reaktionszeit beträchtlich, um so mehr, je komplizierter die Ueberlegung ist.

So reagiert auf einseitigen Hautreiz die gleiche Seite schneller als die entgegengesetzte, außerdem aber die rechte Seite überhaupt etwas schneller als die linke; ferner

*) Die mit 18 anfangenden 4ziffrigen Zahlen wurden schneller erkannt, ohne Zweifel wegen ihres häufigen Vorkommens in den Jahreszahlen zur Zeit der betr. Untersuchung.

wird auf Gehörtes am schnellsten durch Nachsprechen reagiert, offenbar wegen größerer Verwandtschaft zwischen Reiz und Reaktion (DONDERS & DE JAGER).

Eine Ueberlegung wird erforderlich, wenn verabredet ist, daß jeder der Reize, zwischen denen der Experimentator wählt, von der Versuchsperson mit einer besonderen Reaktion beantwortet werden soll, z. B. rechtsseitige Hautreize mit der rechten, linksseitige mit der linken Hand, oder rotes Licht mit der einen, blaues mit der andern, oder eine gezeigte unter 10 Nummern mit dem entsprechenden der 10 Finger. In der Reihenfolge dieser Beispiele wächst ungefähr die Reaktionszeit. Soll jede vorgesprochene Silbe nachgesprochen werden, so ist die Verlängerung gegenüber dem Nachsprechen von stets derselben Silbe geringfügig ($^1/_{12}$ sek), weil hier kaum Ueberlegung nötig ist.

4) Kompliziertere psychische Prozesse.

Je größer die gestellte Aufgabe, um so länger ist im Allgemeinen die erforderliche Zeit.

Messungen existieren für die Zeit, die es kostet, zu einem gezeigten Wort einen verwandten Begriff zu finden (Assoziationszeit, GALTON, WUNDT & TRAUTSCHOLD); doch haben schon hier wegen der großen individuellen Verschiedenheiten die absoluten Zeitwerte wenig Interesse. Noch größer würde der Einfluß des Individuums sein, wenn es gälte, zu einem Wort einen Reim, zu einer Frage eine Antwort zu finden.

5) Die Zeitempfindung (der Zeitsinn).

Hier mögen noch die Versuche erwähnt werden über die Trennung ungleichzeitiger Eindrücke und über die Schätzung von Zeitintervallen. Nach einer Zusammenstellung von EXNER

erscheinen als gleichzeitig:	wenn ihre wahre Zeitdifferenz beträgt:
zwei Geräusche (von elektrischen Funken)	0,002 sek
„ Tasteindrücke am Finger	0,0277 „
„ Lichteindrücke, Netzhautmitte	0,044 „
„ „ Netzhautperipherie	0,049 „
Tast- und dann Lichteindruck	0,05 „
Schall und dann Licht	0,06 „
zwei Geräusche, jedes in einem Ohr	0,064 „
Licht und dann Tasteindruck	0,071 „
Licht und dann Schall	0,16 „

Der Grund scheint darin zu liegen, daß eine Sinnesempfindung gleichsam zeitlich irradiiert, d. h. das Bewußtsein für einige Zeit so in Anspruch nimmt, daß innerhalb derselben kein Zeitbewußtsein eintritt.

Die Genauigkeit der Schätzung von Zeitintervallen ist meist zusammen mit dem Gedächtnis für Zeitintervalle so geprüft worden, daß man ein variables Intervall (z. B. zwischen zwei Metronomschlägen) einem gegebenen derselben Art gleich zu machen versuchte, oder nachsah, ob sehr kleine Unterschiede zweier Intervalle erkannt wurden (VIERORDT, WUNDT und deren Schüler). Hierbei zeigt sich, daß kleine Zeiten leicht überschätzt, große unterschätzt werden, daß ferner längere Intervalle nach kürzeren besonders lang erscheinen, und umgekehrt, also eine an den Kontrast erinnernde Beziehung (vgl. beim Sehorgan). Mit Reizungen erfüllte Zeiten erscheinen länger als

gleich lange leere; für längere Zeitbeträge gilt jedoch das Umgekehrte (Meumann). Mit zunehmender Dauer eines Geräusches wird die Zeitschätzung zuerst genauer und dann ungenauer: das Optimum der Dauer liegt bei 1.5—3,3 sek (Edgell). Andere Ergebnisse können hier übergangen werden.

IV. Chemie, Ernährung und Druckverhältnisse des Zerebrospinalorgans.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Trotz zahlloser Untersuchungen ist die chemische Zusammensetzung der Hirn- und Rückenmarkssubstanz noch sehr wenig bekannt, weil sie äußerst zersetzliche Bestandteile enthält; bestenfalls würde die Analyse die Zusammensetzung des toten Organs ermitteln können, während die funktionierenden Bestandteile des lebenden aus den S. 169 angeführten Gründen wahrscheinlich sich jeder Feststellung entziehen. Die bis jetzt gefundenen Bestandteile der weißen Substanz sind: Zerebrin, Lezithin, Protagon, Nukleoproteide; Albumin, Kalialbuminat und Globulinkörper: Neurokeratin; Cholesterin, Fette; Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin; Inosit und ein Zuckeranhydrid; Milchsäure, flüchtige Fettsäuren; Salze und Wasser. Die graue Substanz unterscheidet sich von der weißen chemisch hauptsächlich durch größeren Wassergehalt, und unter den festen Bestandteilen durch mehr Eiweiß, Lezithin und Milchsäure, weniger Cholesterin, Fett und Protagon. Die Reaktion ist neutral oder alkalisch, nach dem Absterben in der grauen Substanz sauer (Langendorff, Halliburton).

Sehr viele Substanzen, welche jetzt als Zersetzungsprodukte des Lezithins, oder als Gemenge von solchem mit anderen Körpern erkannt sind, sind früher als genuine Hirnbestandteile beschrieben worden. Auch die oben genannten Bestandteile sind vielleicht selbst Zersetzungsprodukte komplizierterer präexistierender Verbindungen. Die quantitative Zusammensetzung der grauen und weißen Substanz ist folgende (Petrowsky):

	Graue Substanz.	Weiße Substanz.
Wasser	81,6 pCt.	68,4 pCt.
Feste Bestandteile	18,4 „	31,6 „
Die letzteren für sich enthalten:		
Eiweißstoffe und Leim	55,4 pCt.	24,7 pCt.
Lezithin	17,2 „	9,9 „
Cholesterin und Fette	18.7 „	51,9 „
Zerebrin	0.5 „	9,5 „
In Aether unlösliche Substanz	6.7 „	3,3 „
Salze	1.5 „	0,6 „

Ueber den Stoffumsatz in den Zentralorganen ist Nichts weiter

bekannt, als daß dieselben wie andere Gewebe arterielles Blut in venöses verwandeln, also Sauerstoff verzehren und Kohlensäure bilden: über die zu Grunde liegenden Oxydations- oder wahrscheinlicher Spaltungs- und Restitutionsprozesse (S. 172 f.) weiß man durchaus Nichts. Vermutlich ist der Umsatz in der grauen Substanz, d. h. in den Nervenzellen, weit lebhafter als in der lediglich aus Nervenfasern und Neuroglia bestehenden weißen; hierauf deutet der viel größere Gefäßreichtum der ersteren.

b. Die Abhängigkeit von Kreislauf, Atmung und Temperatur.

α. Warmblüter.

Von der Zirkulation sind die Zentralorgane des Warmblüters in hohem Grade abhängig, und zwar anscheinend in ähnlicher Abstufung wie ihre Erregbarkeit gegen Reize (vgl. S. 308). Das Bewußtsein schwindet durch Anämie der Hirnrinde, anscheinend schon durch Verminderung des Blutdruckes, sehr leicht (Ohnmacht), z. B. bei Verblutung oder zu schwacher Herztätigkeit; erhöhter Blutdruck (Kongestion) scheint Aufregung, Delirien und endlich Koma (S. 311) zu erzeugen. Diese Verhältnisse können leider an Tieren nicht genügend untersucht werden. Schon weniger abhängig zeigen sich die Organe des Kopfmarks, jedoch werden sie, wie gehörigen Orts bemerkt, durch mangelhaften Gaswechsel und durch Kreislaufsunterbrechung stark erregt, und schließlich unerregbar; außerdem ist nachgewiesen, daß bloße Blutdruckerhöhung erregen kann, z. B. den Puls mittels der Vagi verlangsamt. Am Rückenmark ist es schon schwierig, auch nur die Reizung durch Dyspnoe resp. Anämie nachzuweisen (vgl. S. 271). Das Gehirn, das hiernach am meisten eines sehr konstanten Blutzuflusses bedarf, besitzt in den Anastomosen des Circulus Willisii eine Sicherung gegen plötzliche Zirkulationsstörungen. Ob die Hirnarterien vasomotorische Nerven haben, ist sehr streitig.

Ueber die Zeitverhältnisse bei der Einwirkung der Anämie existieren nur spärliche Angaben. Am Rückenmark soll bei Aortenkompression die Uebertragung zwischen den Neuronen weit früher aufgehoben werden (1—2 min, anfangs Steigerung) als die direkte Erregbarkeit der Neuronen selbst, welche über 15 min erhalten bleibt (Löwenthal). Von den Kopfmarkzentren wird das Gefäßzentrum augenblicklich in lange Erregung versetzt (über 30 min); das Atmungszentrum wird nach 5—20 min, der Hornhautreflex nach 20—25 min gelähmt (Cyon). Von den bewußten Funktionen wird die Empfindung vor der Bewegung gelähmt; das Bewußtsein schwindet erst kurz vor der Atmung (Hill). Für den Menschen ist schon Verschluß einer Karotis bedenklich, derjenige beider Karotiden auf einmal ist lebensgefährlich (Hill).

Die Körperhaltung (horizontal, vertikal mit dem Kopf oben oder unten) hat auf den Druck in den Hirngefäßen bei geschlossener Schädel- und Spinalkapsel (s. unten)

nur wenig Einfluß, dagegen großen nach Eröffnung. Manche Tiere sterben, wenn man die Zentrifugalkraft an Stelle der Schwere setzt (Marey, Salathé u. A.); zahme Kaninchen erliegen dabei schneller als wilde und als Hunde; durch Bandagieren des Bauches kann man die Wirkung abschwächen (Hill). Die Schilddrüse soll ein kollaterales Blutreservoir gegen plötzliche Lageänderungen darstellen (Liebermeister); der Halsumfang ist beim Liegen größer als beim Stehen (Meuli).

Von besonderen Einrichtungen des Hirnkreislaufs ist außer dem Circulus Willisii noch zu erwähnen, daß bei Drehungen des Kopfes die eine Vertebralarterie gedrückt und gedehnt, die andere aber um ebensoviel entspannt werden soll, wodurch sich die Wirkung auf die Basilararterie ausgleichen würde (L. Gerlach). In ihrem Verlauf durch die Knochenkanäle sind ferner die Hirnarterien von Venenplexus umgeben, so daß ihre Pulsationen zugleich den Venenblutlauf fördern müssen (Rüdinger).

Die Beobachtung der Zirkulation im Gehirn kann an der Rinde durch Bloßlegung mittels Trepanation, allgemeiner durch Messung des venösen Ausflusses oder durch Beobachtung des Drucks im peripherischen Ende einer durchschnittenen Karotis erfolgen. Nach Unterbindung der vier Hirngefäße sinkt dieser Druck, steigt aber dann wieder beim Hunde, woraus auf anderweitige Blutzuflüsse geschlossen wird (Corin). Der Halssympathikus enthält verengende Fasern für die Hirnarterien, wie sich aus der Steigerung des Drucks im peripherischen Karotisende bei der Reizung ergibt, während der allgemeine Blutdruck unverändert bleibt; die Wirkung tritt nicht ein bei Reizung des Sympathikus der andern Seite, sie ist also einseitig, und der Circulus Willisii nicht ausreichend, um die Wirkung auch auf die andere Karotis zu übertragen (Hürthle, E. Cavazzani). Von andrer Seite (Roy & Sherrington u. A.) werden die vasomotorischen Einflüsse auf die Hirnarterien in Abrede gestellt, weil das Hirnvolum, durch einen in die Schädelhöhle eingeführten Onkographen (Kap. VIII) gemessen, bei der Erstickung nicht ab-, sondern zunimmt, und ebenso der venöse Abfluß (Reiner & Schnitzler); die Hirngefässe nehmen also am allgemeinen Gefäßkrampf (auch an demjenigen durch Nebennierenextrakt, Spina) nicht teil, sondern werden durch denselben kollateral stärker mit Blut versorgt; Anämie des Gehirns kann aber durch die anämische Reizung des Gefäßzentrums (Kap. VIII) sich selber korrigieren. Aehnlich drängt Kälte, welche die meisten Gefäßgebiete verengt, dem Gehirn Blut zu, da seine Gefäße an der Verengung nicht teilnehmen, sondern sich anscheinend sogar erweitern (Wertheimer).

Da die Rindengefäße länger, dünner und widerstandsreicher sind als die Gefäße der basalen Organe, so soll bei Tonusnachlaß in den letzteren die Rinde anämisch werden, und dieser Zustand dem Schlafe, der Ohnmacht u. dgl. zugrunde liegen (Heger mit de Boeck & Verhoogen); die dyspnoische Gefäßerweiterung (s. oben) tritt, wie sich durch Beobachtung der Netzhautgefäße und durch thermoelektrische Vergleichung von Basis und Rinde nachweisen läßt, in beiden Gefäßgebieten ein (Dieselben).

Die Temperatur des Gehirns, durch Einführung feiner Thermometer in die Schädelhöhle gemessen, ist etwas niedriger als die des Rektums, und steigt durch funktionelle Einflüsse, bei welchen jedoch nicht nachweisbar ist, ob die Steigerung mit psychischer Tätigkeit zusammenhängt (A. Mosso).

β. Kaltblüter.

Bei Kaltblütern sind die Funktionen des Zerebrospinalorgans vom Kreislauf viel weniger abhängig. Aber auch hier sind vielfach Lähmungszustände nach Aufhören der Blutzufuhr beobachtet (Ringer &

Murrel, v. Anrep, Luchsinger u. A.); zuerst fallen die Großhirnfunktionen aus (Martius). In sauerstofffreier Atmosphäre werden Frösche völlig bewegungslos (Aubert). Der Einfluß der Temperatur ist ziemlich verwickelt; Kälte setzt zwar die Reaktionen herab, anhaltendes Kalthalten macht aber eine ungemeine Erhöhung der Reflexerregbarkeit und des Muskeltonus (S. 270), erstere mit Neigung zu tonischen Kontraktionen (Tarchanoff, Freusberg, Wundt, Biedermann u. A.).

Spezieller hat man bei Fröschen das Sauerstoffbedürfnis des Rückenmarks durch Injektion sauerstofffreier isotonischer Kochsalzlösung festgestellt. Nach 1 Stunde erlöschen die Funktionen, und kehren bei Zufuhr sauerstoffhaltiger Lösung in 10—15 min wieder; mit letzterer kann man sie an Strychninfröschen 6—7 Stunden unterhalten, die eigentlichen Nährstoffe müssen also im Vorrat vorhanden sein (v. Baeyer). — Das Verhalten der Kaltfrösche wird darauf zurückgeführt, daß die Assimilation gesteigert sei (Biedermann), womit stets eine erhöhte Wirkung der Dissimilationsreize verbunden sein soll (Hering). Wärme (25—35°) bewirkt ebenfalls erhöhte Reflexerregbarkeit, anscheinend durch Steigerung der Dissimilation und Herabsetzung der Assimilation; dieser der Strychninvergiftung ähnliche Zustand geht schließlich in Lähmung über (Winterstein).

c. Die Hirnbewegungen und der Hirndruck.

Die Druckverhältnisse des Gehirns sind durch seine Einschließung in die unnachgiebige Schädelkapsel kompliziert und vor der Hand nicht übersehbar. Wäre der Schädel in sich abgeschlossen, so müßte u. A. jede Erweiterung der Hirngefäße zu einer Kompression der Kapillaren, also verlangsamter Strömung führen (Geigel). Der Duralsack kommuniziert aber mit demjenigen des Rückenmarks, welcher in einen nachgiebigen Venenplexus eingeschlossen ist; in einem solchen System muß ohne Kreislauf oben negativer, unten positiver Druck herrschen, der hydrostatische Indifferenzpunkt liegt in der Höhe der Schädelbasis (Grashey). Der Blutstrom in einem solchen System hat wesentlich andere Bedingungen als sonst, die Pulswellen werden zum Teil reflektiert und nicht bloß durch die Elastizität der Arterienwände, sondern auch durch Vermittelung der Umgebung fortgepflanzt und müssen einen entgegengesetzten Venenpuls machen (Grashey), welcher in der Tat beobachtet ist (Berthold, Althann u. A.). Die Angabe, daß hoher arterieller Druck den Hirnkreislauf durch Venenkompression hindern könne, ist auf Grund von Durchblutungsversuchen widerlegt (Howell). Bei geöffnetem Schädel oder Spinalkanal ändern sich die Verhältnisse wesentlich (S. 319).

Die zirkulatorischen und respiratorischen Schwankungen des Gefäßvolums bewirken am bloßgelegten und (wegen der Fontanellen) am kindlichen Gehirn die Hirnbewegungen, deren Kurve (durch Fühlhebel oder plethysmographisch gewonnen, indem der Schädel selbst als Plethysmograph benutzt wird, Mosso u. A.) mit der des Arteriendrucks große Aehnlichkeit hat; sie scheinen bei geschlossenem verknöchertem Schädel unmöglich zu sein, wenn nicht etwa der Liquor cerebrospinalis einen Abfluß gefunden hat. Die respiratorischen Hirnbewegungen sind

vorzugsweise venösen Ursprungs (Fredericq). Die etwaige mechanische Bedeutung des Liquor, der Plexus chorioidei u. s. w. ist zur Zeit noch nicht übersehbar.

Bei geschlossenem Arachnoidalsack hat der Liquor mäßigen positiven Druck (bei Tieren 50—150 mm Wasser, Dean, Hill u. A.), im Allgemeinen gleich dem Venendruck (Bayliss & Hill); bei Vertikalstellung, Kopf nach oben (S. 318 f.), wird er negativ (Sivén); seine Oszillationen gehen, ganz wie die zum Teil von ihnen abhängigen Hirnbewegungen, den arteriellen und namentlich den venösen Druckschwankungen, besonders denjenigen in den Venenplexus des Spinalkanals, parallel (Knoll).

Künstliche Erhöhung des Drucks im Schädelraum (Leyden; Naunyn & Schreiber u. A.) bewirkt Schmerz, und dann alle Erscheinungen der Reizung und nachfolgenden Lähmung der Zentralorgane, welche bei Arterienverschluß beobachtet werden, also Bewußtlosigkeit, Krämpfe, Pulsverlangsamung etc. Wahrscheinlich verschließt der erhöhte Druck die feineren Hirngefäße. Daß erhöhter Druck die Funktionen direkt beeinflußt, ist unwahrscheinlich, weil die Hirnsubstanz als inkompressibel angesehen werden muß (Bayliss & Hill). Der Schmerz rührt vermutlich von Zerrung empfindlicher Gebilde (Dura mater) her, und ist von reflektorischer Blutdrucksteigerung begleitet. Entleerter Liqnor ersetzt sich schnell, und künstlich vermehrter findet rasch Abfluß (Naunyn & Falkenheim), wahrscheinlich durch Vermittlung der Lymphgefäße; injizierte Kochsalzlösung geht aber auch in die Venen über (Reiner & Schnitzler), Ferrozyankaliumlösung nur in diese (Ziegler & Frank).

V. Das sympathische Nervensystem.

1. Anatomische Vorbemerkungen.

Die Anatomie beschreibt als Sympathikus ein nicht baumartig wie das Zerebrospinalsystem, sondern mehr netz- oder geflechtartig angelegtes Nervensystem, dessen Stränge meist multipel sind und wegen des Ueberwiegens markloser Fasern grau aussehen, in welches ferner zahlreiche Nervenknoten, die sympathischen Ganglien, eingefügt sind. Der Sympathikus besteht aus einem der Wirbelsäule anliegenden segmentalen Teil, den Grenzstrangganglien (vertebrale Ganglien) und aus einem unregelmäßig zerstreuten System von Ganglien, die größeren in den Körperhöhlen gelegen, auch als prävertebrale Ganglien bezeichnet. Zu letzteren gehören auch die Ganglien des Kopfteils, wahrscheinlich, wenigstens bei Säugern, auch die des Halsteils, ferner auch die gangliösen Plexus der Darmwand (Meissner'scher und Auerbach'scher); endlich werden meist auch die in Parenchymen zerstreuten nervösen Einzelzellen, z. B. des Herzfleisches, dazu gerechnet.

Die neuere Forschung, besonders die Verfolgung der Degenerationen nach Durchschneidungen, hat zu dem Ergebnis geführt, daß auch das sympathische Nervensystem aus Neuronen besteht. Während aber die zerebro-

spinalen Neuronen ihre Zellen durchweg in der grauen Substanz oder in den Spinalganglien haben, und ihre Neuriten bis an die peripherischen Endorgane senden, ist wenigstens für die zentrifugalen sympathischen Bahnen, und diese bilden bei weitem die Mehrzahl (s. unten), nachgewiesen, daß anscheinend durchgängig zwei Neuronensysteme sich an einander schließen.

Das primäre System (präganglionäre Fasern, Langley) hat seine Zellen in der grauen Substanz des Rückenmarks, anscheinend lateral, und zwar nur in der beschränkten Strecke zwischen den Nervenabgängen für die Extremitäten, d.h. zwischen 1. Brust- oder letztem Halswirbel und unterem Drittel des Lendenmarks. Die Neuriten gehen markhaltig durch die vordere Wurzel in den Spinalnervenstamm über und von diesem durch dessen ventralen Ast (z. B. Interkostalnerv) und einen weißen Ramus communicans in ein nahegelegenes Grenzstrangganglion über. Zum Teil endigen sie in diesem mit Endbäumchen in der Nähe einer Zelle des zweiten Systems, zum Teil aber gehen sie durch dies Ganglion nur hindurch, um in einem anderen Grenzganglion oder in einem prävertebralen Ganglion in gleicher Weise zu enden. Durch Verzweigung kann dieselbe präganglionäre Faser auch mehrere Dendritenendigungen in verschiedenen Ganglien finden. Von diesen Vorkommnissen zeigt das Schema Fig. 131 Beispiele, in

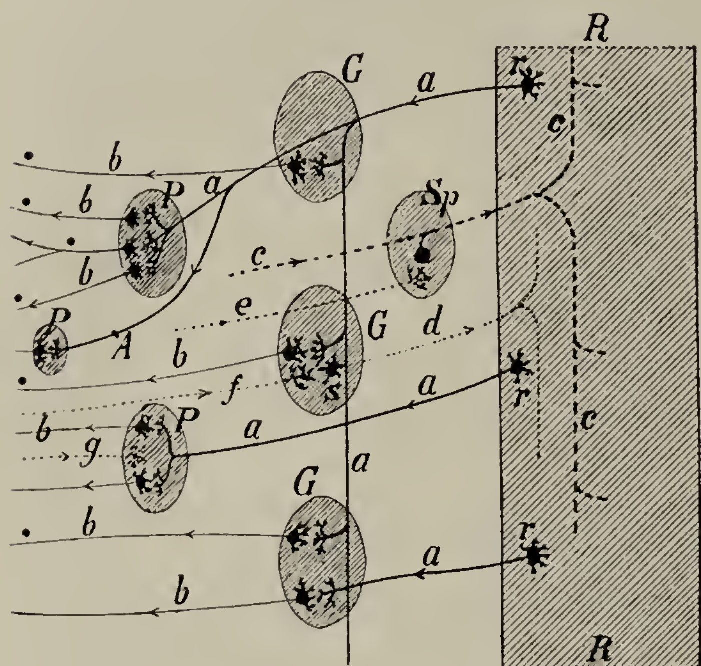


Fig. 131.

Schema sympathischer Verbindungen. *R R* Rückenmark, *r*, *r* Ursprungszellen der präganglionären Fasern *a*, *a*. *Sp* Spinalganglion. *G*, *G* Ganglien des Grenzstranges. *P*, *P* Ganglien der Plexus. *b*, *b* postganglionäre Fasern mit ihren Neuronzellen. — Die zentripetalen Fasern sind punktiert, und zwar *c c* eine gewöhnliche sensible Faser mit ihrer Spinalganglienzelle und ihren Fortsetzungen im Rückenmark; *d* Faser, welche von einer Grenzstrangzelle *s* zum Rückenmark geht (?); *e* zentripetale Sympathikusfaser mit unbekannter Neuronzelle, an einer Spinalganglienzelle endigend; *f* desgleichen, an einer sympathischen Zelle *s* endigend. *g* fragliche reflexauslösende Faser.

welchem die präganglionären Fasern *a*, *a* stark angegeben sind. Die Fasern für den Kopfteil des Sympathikus laufen im Halsteil durch die beiden unteren Ganglien einfach durch und endigen erst in den obersten Halsganglien.

Das sekundäre System (postganglionäre Fasern, Langley: *b*, *b* in Fig. 131, fein angegeben) hat seine Neuronzellen in Ganglien des Grenzstranges oder in prävertebralen Ganglien. Die Neuriten sind größtenteils marklos und bilden die Hauptmasse der sympathischen Nerven. Die von Zellen des Grenzstranges ausgehenden gehen zum Teil zu prävertebralen Ganglien der Leibeshöhlen oder zu deren Organen, die für die Haut bestimmten (Gefäß-, Schweiß-, Haarbalgnerven) gehen oft durch einen besonderen, grauen Ramus communicans zu dem entsprechenden Spinalnerven und so zur Peripherie; oft

verlaufen sie aber mit in dem die präganglionären Fasern enthaltenden R. communicans, welcher dann gemischt ist. Auch die postganglionären Fasern sind oft verzweigt.

Daß noch weitere Neuronübertragungen, als die hier angegebene einmalige, vorkommen, wird bestritten. Indessen haben die hier angegebenen Daten einen rein schematischen Charakter und es sind vielerlei Abweichungen nachgewiesen. Insbesondere ist es zweifelhaft, ob nicht auch präganglionäre Fasern in ihrem Verlauf marklos oder wenigstens markarm und dünn werden können. An den sympathischen Nervenzellen mit Spiralfasern beim Frosche ist die präganglionäre Faser spiralig um die postganglionäre gewickelt und bildet ein Endbäumchen an der Zelle (Beale, Arnold).

Das Verhalten der zentripetalen sympathischen Bahnen ist wenig bekannt. Daß solche, wenn auch anscheinend in sehr geringer Zahl, vorhanden sind, lehren deutlicher, als die spärlichen Empfindungen in den Eingeweiden, die zahlreichen von diesen ausgelösten zerebrospinalen Reflexe. Manche nehmen einfach an, daß von den Eingeweiden echte sensible Fasern durch die Grenzganglien und Rami communicantes in die hinteren Wurzeln und das Rückenmark gelangen. Da man aber an Zellen der Spinalganglien Aufbüschelungen zutretender Fasern (*e*, Fig. 131) gefunden hat (Ramon y Cajal), so nehmen einzelne Autoren an, daß dies zentripetale sympathische Fasern seien, deren Neuronzellen unbekannt sind, und daß sie durch Neuronübertragung Empfindungen mittels der zerebrospinalen Empfindungsnerven hervorbringen können. Sollten wahre Reflexe auch in sympathischen Ganglien vorkommen (s. unten), so müßten auch an deren Zellen sympathische Fasern, welche von der Peripherie kommen, sich aufbüscheln (*g*). Endlich wird auch angegeben (Dogiel, Onuf), daß die Ganglien Zellen enthalten (*s*, Fig. 131), von welchen Fasern (*d*) in das Rückenmark oder zu den Spinalganglien gehen, welches letztere auch für die zentripetale Leitung eine mehrfache Neuronübertragung bedeuten würde.

Ein physiologisches Mittel, um den Ort der Neuronübertragung (oder „Zellunterbrechung“) festzustellen, ist die Vergiftung mit Nikotin oder Auftragung von Nikotinlösung auf die Ganglien (Langley & Dickinson). Dieselbe unterbricht die Leitung, wenn sie an der Uebertragungsstelle erfolgt; am Halsstrang z. B. macht Nikotinisierung der beiden unteren Ganglien nichts für die Kopforgane, während die des oberen so wirkt wie Durchschneidung des Grenzstranges an der Stelle des Ganglions (Reizung oberhalb desselben macht noch Pupillenerweiterung). Auch beim einfachen Absterben werden sympathische Bahnen zuerst an der Stelle der Zellstation leitungsunfähig (Langendorff).

2. Physiologisches.

Offenbar haben die vorzugsweise oder ausschließlich vom Sympathikus versorgten Organe eine gewisse funktionelle Selbständigkeit. Sie sind zwar nicht ganz von dem zerebrospinalen System entrückt, aber doch nur ziemlich indirekt mit demselben verknüpft. Vor Allem sind sie dem Willen entzogen, und veranlassen auch nur wenig Empfindungen, welche nur unter pathologischen Umständen heftig werden können. Einerseits ist hierdurch die Seele sehr entlastet, andrerseits vollziehen sich

grade die für das Leben unentbehrlichsten vegetativen Funktionen, wie Kreislauf, Verdauung, ungestört und unabhängig von den wechselnden Zuständen des Bewußtseins. Für die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems wird gewöhnlich angeführt, daß bei Fröschen nach Zerstörung von Gehirn und Rückenmark Kreislauf, Absonderung etc. eine Zeit lang erhalten bleiben, besonders wenn das Kopfmark geschont wird und somit die Atmung bestehen bleibt (Bidder & Volkmann). Aber dieser Versuch beweist wenig für ein selbständiges Funktionieren des Sympathikus, da die Hauptorgane, namentlich das Herz, noch weiter arbeiten, wenn ihnen sämtliche Nerven, auch die sympathischen geraubt sind.

Die zentrifugalen sympathischen Nerven gehören nach dem oben Gesagten ihrer Herkunft nach zu den spinalen Dorsal- und Lumbalnerven. Sie innervieren, wie Reizversuche ergeben haben, einen großen Teil der glatten Muskulatur des Körpers, einschließlich derjenigen der Gefäße, sowie zahlreiche Drüsen, und zwar anscheinend sowohl im positiven wie im hemmenden Sinne. Die vielfach festgestellte tonische Erregung hat ihre Ursache im Zerebrospinalorgan und nicht etwa in den Neuronzellen der sympathischen Ganglien. Ueberhaupt ist über die Bedeutung dieser letzteren sehr wenig experimentell festgestellt, wenn ihnen auch vielfach zentrale Funktionen, wie Automatie, Koordination und namentlich Reflex, zugeschrieben worden sind. Obwohl die Erregungsübertragung in den Ganglien, von prä- zu postganglionären Neuronen, prinzipiell vom Reflex nicht verschieden ist (S. 272), werden die von manchen Autoren behaupteten sympathischen Ganglienreflexe, welche namentlich in Kap. X unter Speichel- und Pankreasabsonderung, Blasenfunktion etc. anzuführen sind, vielfach angefochten, wohl hauptsächlich weil Zweifel vorhanden sind, ob zentripetale Nerven an den betr. Ganglienzellen endigen (s. oben).

Nach Langley beruhen die vermeintlichen Reflexe auf der Erregung von Seitenzweigen präganglionärer Fasern; wird z. B. bei *A* (Fig. 131) gereizt, so muß die Erregung auf die mit • bezeichneten postganglionären Fasern *b* übertragen werden. Dieser sog. „Axonreflex“ kann aber kaum die behaupteten Reflexe von Schleimhäuten aus erklären.

Das Folgende gibt eine kurze Uebersicht über das Wenige, was über die Funktionen der einzelnen sympathischen Teile ermittelt ist.

Die Funktionen der Ganglien des Kopfteils (Gangl. submaxillare, sphenopalatinum, oticum, ciliare) sind, abgesehen von einigen bestrittenen Angaben über Reflexe und der Leitungsfunktion für die durchtretenden Nerven, völlig unbekannt.

Am Halsteil ist wegen seiner bequemen Zugänglichkeit am meisten experimentiert. Seine zentrifugalen Fasern haben ihr Zentrum im obersten Teil des Brustmarks und steigen durch die drei Ganglien zum Kopfe auf, welchem sie zuführen: 1) gefäßverengende Fasern, 2) gefäßerweiternde Fasern (besonders beim Hunde nachgewiesen), 3) pupillenerweiternde Fasern, 4) Fasern für den glatten MÜLLER'schen Orbitalmuskel, anscheinend auch für den Rectus externus bulbi, 5) sekretorische Fasern für Speichel- und Tränendrüsen, 6) pilomotorische Fasern für die Kopfhaut, wenigstens bei Tieren. Zentripetale Fasern zum Gehirn müssen ebenfalls angenommen werden, weil Reizung des Hirnendes den Blutdruck erhöht und Pulsverlangsamung durch Reflex auf die Vagi hervorbringt. Endlich leitet das unterste Halsganglion, neben dem obersten Brustganglion (Gangl. stellatum), mit welchem es häufig vereinigt ist, beschleunigende Fasern vom Rückenmark zum Herzen (zuweilen scheinen solche auch im Halsstrang selbst vorhanden zu sein), und zwar durch seinen dritten Ast, während der erste und zweite einen in den Vagus sich einsenkenden Nerven bilden, den Nervus depressor, welcher Fasern vom Herzen zum Gehirn führt.

Die Nikotinwirkung auf das obere Halsganglion (S. 323) lähmt nicht alle Effekte gleichzeitig, sondern zuerst die gefäßerweiternden, dann die verengenden, pupillenerweiternden, zuletzt die sekretorischen (LANGLEY & DICKINSON).

Am Brustteil sind noch wenig sichere Versuchsergebnisse gewonnen worden. Das oberste Brustganglion leitet beschleunigende Fasern zum Herzen, welche hauptsächlich durch die die Art. vertebralis begleitende Wurzel zum Ganglion treten. — Der zum Brustteil gehörige Plexus cardiacus wird von den zum Herzen tretenden und von ihm kommenden Vagus-, Depressor- und Sympathikus-Fasern zusammengesetzt. Vom Brustteil entspringen ferner die Splanchnici (major und minor), welchen folgende Fasern zugeschrieben werden: 1) Hemmungsfasern und wahrscheinlich auch Beschleunigungsfasern für den Darm; 2) vasomotorische Fasern für das große Gefäßgebiet des Abdomens; 3) sekretorische und sekretionshemmende Fasern für Magen, Darm, Pankreas, vielleicht auch Nieren; 4) zentripetale Fasern, welche reflektorisch das Herz und die Atmung hemmen (erstere beim Frosche im Grenzstrang liegend). Ueber Diabetes nach Splanchnikusdurchschneidung vgl. Kap. XI.

Für den Bauchteil existieren am wenigsten zuverlässige Angaben. Reizung des Grenzstranges und der Plexus (coeliacus, mesenterici, renalis, suprarenalis, spermaticus, hypogastrici) bewirken meist Bewegungen oder verstärkte Bewegungen der benachbarten Organe: Darm,

Blase, Ureteren, Uterus, Samenblasen, Milz (Plexus lienalis); Durchschneidungen und Exstirpationen bewirken angeblich Zirkulations- und Ernährungsstörungen, insbesondere die des Gangl. coeliacum Verdauungsstörungen (LAMANSKY), Diabetes und Azetonurie (LUSTIG).

Alles Nähere s. in den Kapiteln über Kreislauf, Absonderung, Verdauung, Zeugung.

Siebentes Kapitel.

Die Sinnesorgane.

Die Vorgänge der Außenwelt, welche mittels der Sinnesorgane auf das Nervensystem erregend wirken, gehören größtenteils nicht zu den allgemeinen Nervenreizen. Sie können also nur durch Vermittelung besonderer Vorrichtungen erregen, welche man als Aufnahmeapparate bezeichnen kann; das Auge enthält solche für Licht, das Ohr für Schall u. s. w. Diese Organe sind aber zugleich als nervöse zu betrachten, da ihre irritative Veränderung den Nerven sich direkt mitteilt. Die höheren Sinnesorgane enthalten außer den Sinnesnerven und den spezifischen Aufnahmeapparaten noch physikalische Hilfsvorrichtungen, welche den wahrzunehmenden Vorgang in geeigneter Weise den Aufnahmeapparaten zuleiten, und in diesem Kapitel mit zu betrachten sind.

Die Sinnesorgane werden hier in der Reihenfolge abgehandelt, daß mit den einfachsten begonnen wird.

A. Das Gemeingefühl und die Hautempfindungen.

Geschichtliches. GALEN wußte bereits, daß die Empfindungen durch die sensiblen Nerven vermittelt werden, und durch Kompression derselben vorübergehend, durch Unterbindung oder Durchschneidung definitiv verloren gehen. Von Endorganen der sensiblen Nerven wurden zuerst die sog. VATER'schen oder PACINI'schen Körperchen 1741 von VATER entdeckt, dann 1852 die Tastkörperchen von R. WAGNER & MEISSNER und 1858 die Terminalkörperchen von W. KRAUSE. Die bedeutendste physiologische Arbeit über den Tast- und Temperatursinn ist die 1834 lateinisch und 1846 deutsch erschienene von E. H. WEBER, welche das ganze Gebiet nahezu erschöpfte. Sie enthält u. A. den Zirkelversuch und die Lehre von den Empfindungskreisen, sowie das Gesetz der Unterschiedsempfindlichkeit, aus welchem FECHNER 1859 das psychophysische Gesetz ableitete.

I. Allgemeines über das Empfindungsvermögen.

Fast alle Organe des Körpers sind empfindlich, d. h. sie können zum Mindesten Schmerzempfindung und Reflexe verursachen, jedoch in sehr ungleichem Grade. Ganz unempfindlich sind die Horngebilde, sehr wenig empfindlich die Knochen, Sehnen, Bänder, etwas mehr die Eingeweide und Muskeln, am empfindlichsten die Haut und die der Haut nahen Schleimhäute, wie Konjunktiva, Nasenschleimhaut, äußerer Gehörgang, Lippen- und Mundhöhlenschleimhaut, Kehlkopfschleimhaut, After, Harnröhre (besonders die Pars membranacea), Vulva und Vagina. Das Gehirn und Rückenmark sind mit Ausnahme der sensiblen Nervenursprünge völlig unempfindlich.

Alle empfindlichen Teile bewirken bei heftigen Eingriffen und gewissen pathologischen Veränderungen das unangenehme Gefühl des Schmerzes, und sonst fast unempfindliche Gebilde, z. B. Muskeln, Periost, Dura mater, können durch pathologische Veränderungen überempfindlich werden. Sehr zweifelhaft ist es, ob es verschiedene elementare Arten von Schmerz gibt, ob nicht der brennende, stechende, reißende, drückende Schmerz nur verschiedene räumliche und zeitliche Verteilungen der gleichen Empfindung darstellen.

Daß bei Tabischen zuweilen rythmisch wiederholte leichte Hautreize allmählich Schmerzen machen, deutet darauf, daß möglicherweise der Schmerz überhaupt in vielen Fällen auf Summation von Reizen beruht (Naunyn). Die Hornhaut besitzt, wie die meisten Eingeweide, nur Schmerzempfindlichkeit (v. Frey). Die Schmerzempfindung der Haut soll auf besondere Punkte („Schmerzpunkte") beschränkt sein, die Schmerzschwelle liegt etwa 1000 mal so hoch wie die Schwelle der Druckempfindung; der Schmerz scheint an keine besonderen Endorgane, sondern an die freien Nervenenden gebunden zu sein (v. Frey).

Im normalen Zustande sind die Empfindungen der meisten inneren Organe kaum merklich und in ihrem Charakter undeutlich. Trotzdem haben sie vermutlich eine gewisse Bedeutung; so z. B. haben die Zähne ein deutliches Tastvermögen, welches beim Kauen unzweifelhaft eine leitende Rolle spielt: an den Knochen, Gelenken, Sehnen und den Muskeln selbst empfinden wir undeutlich den Grad der Anstrengung, Ermüdung, Dehnung, Verbiegung, und lassen uns dadurch bei der Muskeltätigkeit leiten (s. unten, S. 339). An verschiedenen, zum Teil nicht genügend angebbaren Eingeweiden haftet die Empfindung der Sättigung, des Hungers, des Stuhl- und Harndranges. Alle diese undeutlich empfindenden Organe lösen aber mit ihren sensiblen Nerven zahlreiche wichtige Reflexe aus.

In der Haut und den erwähnten Schleimhäuten sind die Empfindungen weit deutlicher und lebhafter, und befähigen zu klaren sinnlichen Wahrnehmungen. Die ganze äußere Körperumhüllung wird hierdurch zu einem wichtigen Sinnesorgan, ist aber zugleich durch ihre lebhafte Schmerzempfindlichkeit ein wachsamer Hüter gegen alle den Körper bedrohenden Eingriffe. Das mit den Empfindungen verbundene Lust- und Unlustgefühl ist hier besonders lebhaft, und nimmt sehr mannigfache und an gewissen Stellen spezifische Gestalten an, wie die Empfindung des Juckens, des Kitzelns, der geschlechtlichen Wollust. Eine genauere Analyse dieser Empfindungen ist bis jetzt nicht erfolgt, und dürfte auf große Schwierigkeiten stoßen.

Eine speziellere Betrachtung erfordern nur die eben angeführten sinnlichen Wahrnehmungen der Haut und der angrenzenden Schleimhäute, und ferner die aus sehr zahlreichen Elementen sich zusammensetzenden Wahrnehmungen der aktiven und passiven Bewegungen.

II. Der Tastsinn.

1. Allgemeines.

Durch den Tastsinn der Haut und einiger Schleimhäute, besonders der Lippen und der Zunge, sind wir befähigt, den Ort, die Gestalt und mannigfache andere Eigenschaften der berührenden oder berührten Gegenstände zu erkennen. Dies Erkennen läßt sich zurückführen: 1. auf die Wahrnehmung der Orte, welche berührt werden (Ortssinn, Raumsinn), 2. auf die Wahrnehmung der Intensität oder des Druckes, mit welchem jeder Hauptpunkt berührt wird (Drucksinn), 3. auf die Wahrnehmung der Gestalt, welche das berührende Glied grade hat, und der Veränderungen, welche dieselbe durch den Druck erleidet. Wird z. B. ein kantiger Gegenstand mit der Hand betastet, so üben die Kanten und Ecken auf gewisse Linien und Punkte der Haut einen stärkeren Druck aus, als die gleichmäßiger drückenden Flächen; Höhlungen bewirken Lücken in dem Druckbilde, welche durch stärkeres Andrücken und Hineinschmiegen weicher Teile verschwinden u. s. w. Flüssigkeiten werden an ihrem überall gleichen Drucke und an ihrer Nachgiebigkeit gegen Bewegungen der Hand erkannt, Quecksilber an dem fühlbaren Auftriebe, rauhe oder stachlige Flächen verursachen Ungleichmäßigkeiten und ausgezeichnete Punkte des Drucks u. s. w. · Die Wahrnehmung wird vervollständigt, wenn die Berührungsweise sukzessive verändert, und so eine Reihe von Tastbildern erzeugt wird. Für die Deutung des Tastbildes ist aber die Kenntnis der

Hand- und Fingerhaltung selbst unentbehrlich, und über diese belehren die schon erwähnten Empfindungen der Muskeln, Sehnen, Bänder u. s. w.

Wie wichtig dies letztere Moment ist, zeigt der Versuch des Aristoteles. Schlägt man den Mittelfinger so über den Zeigefinger, daß man einen kleinen runden Gegenstand (Erbse, Federhalter), zwischen die Kleinfingerseite des ersteren und die Daumenseite des letzteren bringen und hin- und herrollen kann, so fühlt man stets zwei runde Körper, weil eine Berührung dieser beiden Flächen durch einen runden Körper ohne unnatürliche Fingerstellung nicht vorkommen kann, und diese Fingerstellung unmittelbar nicht genügend empfunden wird.

Zu feineren Tastwahrnehmungen werden fast nur die Hände und Finger benutzt, deren Tastsinn am feinsten ist; nächstdem kommen hauptsächlich in Betracht das Tasten der Zunge, Lippen etc. für das Kauen, wohl auch für das Sprechen (auch die Epiglottis hat z. B. feinen Tast- und Temperatursinn, Pieniaczek), und das Tasten der Fußsohle und der Zehen für das Stehen und Gehen.

Die Haare sind zum Teil als feine Tastapparate zu betrachten, welche als lange, am Grunde mit Nervenapparaten versehene Hebel, eine Annäherung schon vor der Berührung der Haut selbst empfinden lassen (Exner).

Bei den sehr langen, flächenhaft anliegenden Kopf- und Barthaaren überwiegt wohl die thermische Bedeutung weit die taktile. Als Tasthaare sind aber sicher die aufrecht stehenden anzusehen, so die Wimperhaare der Lidränder, die Schnauzhaare vieler Tiere (z. B. Katze) und die feinen dichten Lanugohaare der menschlichen Haut (auf der Stirnmitte etwa 400 pr. cm², Noischewski). Möglicherweise liegt der Nutzen der Lanugo darin, daß eine Berührung leichter empfunden wird, wenn der Druck auf zahlreiche distinkte Punkte sich konzentriert, als wenn er gleichmäßig die Fläche trifft. Außerdem ermöglichen die Härchen vielleicht Druck- ohne thermische Empfindung.

Zur Beurteilung und Vergleichung der Feinheit des Tastvermögens ist, entsprechend obiger Zergliederung desselben, das Empfindungsvermögen und das Lokalisationsvermögen der Hautbezirke festzustellen.

2. Das absolute Empfindungsvermögen.

Das scheinbar nächstliegende Verfahren, nämlich die Feststellung desjenigen Minimaldrucks für jede Hautstelle, welcher überhaupt noch wahrgenommen wird, scheitert daran, daß die eben wahrnehmbaren Berührungen so leise sind, daß sie sich nicht mehr sicher durch Gewichte repräsentieren lassen, und der Modus der Berührung sich viel einflußreicher erweist als die Intensität.

Für die Stirn wird als wahrnehmbarer Minimaldruck 0,002 g angegeben (Kammler). Mit kleinen aufgeklebten Pflästerchen, an denen ein Faden befestigt ist, wird an Stirn und Schläfe ein Zug von 0,05 g, an Unterlippe und Fingerkuppen 0,5, am Vorderarm erst 9, am Bein 17—20 g empfunden (Bloch). Zug und Druck machen gleiche

Empfindungsqualität (v. FREY). Mit biegsamen Härchen oder Borsten von gemessener Steifigkeit beträgt der kleinste wahrnehmbare Druck an Gesichtsteilen 0,0007 bis 0,0015 g, an Arm und Bein 0,06—0,012 g (BLOCH); nach derselben Methode für 1 mm² berechnet an der Hornhaut 0,3, an der Fußsohle 250 g (v. FREY, letztere Zahl nach WIENER zu hoch). Für Druckänderungen (S. 332) liegt die Reizschwelle tiefer als für Druck (v. FREY & KIESOW). Ueber sog. Druckpunkte s. S. 337.

Mit elektrischen Hautreizen findet man eine ziemlich gleiche Empfindlichkeit aller Hautstellen, wenn der sehr verschiedene Leitungswiderstand der Hautbezirke berücksichtigt wird (LEYDEN). Eliminiert man denselben durch Einschaltung sehr großer Nebenwiderstände, und eliminiert man ferner die Verschiedenheit des Nervenreichtums möglichst durch Anwendung zahlreicher auf die Hautfläche verteilter Einströmungspunkte, so bestätigt sich, daß für alle Hautstellen ziemlich dieselbe Stromintensität zur Wahrnehmung erforderlich, die absolute Empfindlichkeit der sensiblen Nervenapparate also nahezu überall gleich ist (TSCHIRJEW & DE WATTEVILLE). Bäder erhöhen die Empfindlichkeit.

Die Erscheinung, daß einem mechanischen Hautreiz nach einiger Zeit eine zweite Empfindung folgt (GOLDSCHEIDER), scheint nicht bei allen Individuen vorzukommen, und ist noch nicht ausreichend erklärt.

3. Die Unterschiedsempfindlichkeit und das sog. psychophysische Gesetz.

Die Empfindlichkeit für Druckunterschiede wird geprüft (E. H. WEBER), indem sukzessive verschiedene Gewichte auf die Haut gesetzt werden und ermittelt wird, welcher Gewichtsunterschied bei den Abwechselungen noch erkennbar ist.

Die Gewichte müssen bei diesen Versuchen stets mit einer gleich großen und gleich geformten Fläche aufliegen, z. B. (KAMMLER) in Gestalt runder Plättchen. Noch besser ist es, Korkplatten oder dgl. mittels äquilibrierter Hebel bei gegebenem Uebergewicht auf die Haut zu drücken (DOHRN, BASTELBERGER, v. FREY).

Hierbei zeigt sich zunächst das Gesetz (E. H. WEBER), daß für eine gegebene Hautstelle die Druckdifferenz, um wahrgenommen zu werden, desto größer sein muß, je größer der absolute Druck ist; wird z. B. noch 30 und 31 g unterschieden, so ist bei 60 g erst eine Differenz von 2 g erkennbar. Das Gesetz, daß die Unterschiedsempfindlichkeit um so geringer wird, je höher die bestehende Einwirkung bereits ist, bewährt sich auch auf manchen anderen Sinnesgebieten (WEBER, FECHNER), z. B. bei der Beurteilung der Helligkeit, der Größe, der Schallintensität, anscheinend auch bei moralischen Eindrücken: der Gewinn oder Verlust eines bestimmten Betrages macht einen um so geringeren Eindruck, je mehr die

Person schon besitzt; muß also, um den gleichen Eindruck zu machen, beim n mal Reicheren n mal so groß sein.

Aus dem WEBER'schen Gesetze hat man ein anderes Gesetz über die Beziehung zwischen Reizgröße und Empfindung abgeleitet, welches als das psychophysische Gesetz bezeichnet wird (FECHNER). Wenn nämlich das WEBER'sche Gesetz so ausgedrückt werden darf (s. unten), daß der Empfindungszuwachs proportional ist dem Reizzuwachs dividiert durch die absolute Reizstärke, so stehen die Empfindungen zu den Reizen offenbar in gleichem Abhängigkeitsverhältnis wie die Logarithmen zu ihren Numeris.

Die strengere Ableitung gestaltet sich folgendermaßen. Ist β die Reizgröße, γ die zugehörige Empfindungsgröße, so lautet die eben angeführte Formulierung des WEBER-schen Gesetzes:

$$d\gamma = k \, . \, \frac{d\beta}{\beta}\,, \tag{1}$$

worin k eine Konstante. Die Integration ergibt

$$\gamma = k \, . \, log\ nat\ \beta + const.$$

Wählt man die Konstante so, daß ein unterer Grenzwert von β, der sog. Schwellenwert b eingeführt wird, bei welchem die Empfindung anfängt, also die Null überschreitet, so wird

$$0 = k \, . \, log\ nat\ b + const.,$$

also

$$\gamma = k\,(log\ \beta - log\ b) = k \, . \, log\ \frac{\beta}{b}\,, \tag{2}$$

die sogenannte psychophysische Maßformel; für gewöhnliche Logarithmen ist nur die Konstante k zu ändern.

Gegen diese Ableitung sind aber erhebliche Bedenken geltend gemacht worden (HERING, TROTTER u. A.). Die Gleichung 1 ist nämlich keine richtige Wiedergabe des WEBER'schen Gesetzes; das letztere behauptet nur, daß das Verhältnis des eben merklichen Reizzuwachses zur absoluten Reizgröße eine Konstante ist, nicht aber daß dem merklichen Reizzuwachs immer eine gleiche Empfindung entspricht und daß diese Empfindungen sich zur Gesamtempfindung einfach summieren, was in der Gleichung 1 liegt. Sie ist ebenso unrichtig, als wollte man, weil der wahrnehmbare Längenunterschied zweier Linien ihrer Größe proportional ist, behaupten, daß die eben merklichen Längendifferenzen bei verschiedenen Längen immer gleich groß erscheinen. Die FECHNER'sche Ableitung aus dem WEBER'schen Gesetz ist also sehr anfechtbar.

Eine andere Reihe von Einwänden (DELBOEUF, PLATEAU, HERING u. A.) richtet sich gegen die Giltigkeit des WEBER'schen Gesetzes selbst. Aus Modifikationen desselben haben Andere wiederum psychophysische Gesetze abgeleitet, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

Für verschiedene Hautstellen ergibt sich die Unterschiedsempfindlichkeit, d. h. das Verhältnis der wahrnehmbaren Druckunterschiede zu den absoluten Drücken, nicht gleich groß; an günstigen Stellen, z. B. den Fingerkuppen, ist der wahrnehmbare Zuwachs etwa $^1/_{30}$ (WEBER). Die

Reihenfolge der Hautstellen in dieser Hinsicht ist etwas anders als beim Ortssinn (s. unten); jedoch weichen die spezielleren Angaben (Kammler, Goltz) von einander ab.

Das Verfahren von Goltz (vervollkommnet von Bastelberger) besteht darin, statt alternierender Drücke eine Druckschwankung wirken zu lassen, indem ein mit Wasser gefüllter Gummischlauch, in welchem Wellen erzeugt werden (**56**), der Haut angelegt wird. Zu beachten ist übrigens, daß bei diesem Verfahren die räumliche Empfindung nicht ganz ausgeschlossen ist, weil mit den Druckschwankungen auch die Größe der Berührungsfläche sich etwas ändert. Das Verfahren ist hergeleitet von der Erfahrung, daß man mit dem Finger an vielen Körperstellen den Arterienpuls fühlt, ohne daß die über der Arterie liegende Hautstelle, auf welche doch die gleiche Druckschwankung wirkt, dieselbe wahrnimmt. Schon Vergleichungen dieser Art können zur Aufstellung einer Skala benutzt werden. Die Reizschwelle für Druckabnahme liegt höher als für Druckzunahme (Stratton).

Bei kontinuierlichen Druckänderungen ist die Wahrnehmung um so leichter, je schneller die Veränderung erfolgt; von einer gewissen Aenderungsgeschwindigkeit ab ist es aber umgekehrt. Veränderungen der Aenderungsgeschwindigkeit werden ebenfalls empfunden (Scripture, Seashore).

4. Das Lokalisationsvermögen und die Empfindungskreise.

Zur Prüfung des Lokalisationsvermögens oder Raumsinns kann man bei verschlossenen Augen den Ort einer Berührung oder die scheinbare Distanz mehrerer Berührungen angeben lassen. Besser ist es, diejenige Entfernung aufzusuchen, welche zwei punktförmige Berührungen haben müssen, um als zwei empfunden zu werden, wozu am besten die Spitzen eines mit Teilung versehenen Stangenzirkels dienen (E. H. Weber). Diese Distanzen sind nun nach den Hautstellen äußerst verschieden und betragen in mm:*)

Zungenspitze	1	Metakarpus d. Daumens	9	Cap. metatarsi, Dorsals.	18
Fingerkuppen, Volars. .	2	Zehenkuppen, Plantars.	11	Lippen, Innenseite . .	20
Lippen, roter Teil . .	4	2. Phalanx der Finger, Dorsalseite	11	Jochbein, Haut hinten .	23
2. Phalanx, Volarseite .	4	Nacken	11	Stirn, unten	23
3. Phalanx, Dorsalseite	7	Augenlid	11	Ferse, hinten	23
Nasenspitze	7	Harter Gaumen, Mitte .	14	Hinterhaupt, unten . .	27
Capit. metacarpi, Volarseite	7	Jochbein, Haut vorn .	16	Handrücken	32
Rücken- u. Seitenwand der Zunge	9	Metatars. hallucis, Plant.	16	Hals unter dem Kinn .	34
Lippenhaut	9	1. Phalanx der Finger, Dorsalseite	16	Scheitel	34
				Kniescheibe	36
				Kreuzbein	41

*) Weber's Angaben sind in Par.-Linien; die Umrechnung in mm ist mit Vernachlässigung der Bruchteile erfolgt, da die Werte nur Annäherungen darstellen.

Glutäengegend	41	Brustbein	45	Nacken, Mitte	68
Unterarm	41	Nacken, am Hinterhaupt	54	Rücken, Mitte	68
Unterschenkel	41	Rücken, oben	54	Oberarm u. Oberschenkel, Mitte	68
Fußrücken, vorn	41	Rücken, unten	54		

An den Extremitäten sind die Abstände in der Längsrichtung größer als quer (WEBER), an den Fingern längs den Epidermisleistchen größer als senkrecht dazu (FÉRÉ). Durch Uebung werden sie kleiner (VOLKMANN) und sind besonders klein bei Blinden (GOLTZ, bestritten von GRIESBACH); sie sind ferner kleiner, wenn die Spitzen nacheinander aufgesetzt werden. Bei Verkleinerung des Abstandes tritt die Verschmelzung der Eindrücke in geringerem Abstand ein, als die Trennung bei Auseinanderrücken. Zwei eben noch gesondert empfundene Eindrücke verschmelzen, wenn man die Haut zwischen beiden erregten Punkten durch Kitzeln oder Induktionsströme mit erregt (SUSLOWA). Ueber den Einfluß gleichzeitiger Temperaturdifferenzen und über lokale Einflüsse s. unten.

Zur Erklärung der angeführten Erfahrungen kann man folgende Annahmen machen (LOTZE, E. H. WEBER, MEISSNER, CZERMAK): Das Bewußtsein hat fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämtlicher Hautpunkte in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es fühlt ein Tastfeld. Jede Erregung eines sensiblen Endorgans wird an eine bestimmte Stelle des Tastfeldes, der Körperoberfläche, verlegt. Diese Stelle ist aber nicht der erregte Punkt, sondern eine kreisförmige oder (an den Extremitäten) elliptische Fläche, deren Mittelpunkt der erregte Punkt ist, der sog. Empfindungskreis. Zwei sich berührende oder teilweise deckende Empfindungskreise verschmelzen in der Empfindung; die Sonderung geschieht erst, wenn zwischen beiden ein unerregtes sensibles Element vorhanden ist, und die scheinbare Entfernung der beiden Erregungen ist um so größer, je mehr unerregte Elemente zwischen beiden Empfindungskreisen übrig bleiben. Hieraus ergibt sich, daß zwei benachbarte Eindrücke auf der Haut erst dann gesondert wahrgenommen werden können, wenn ihr Abstand größer ist, als zwei halbe, also ein ganzer Durchmesser eines Empfindungskreises; die angegebenen Zahlen sind also die Durchmesser der Empfindungskreise an den betreffenden Hautstellen.

Offenbar ist ein Empfindungskreis nicht eine feste anatomische Größe, etwa der Verbreitungsbezirk einer Nervenfaser; denn einmal ist er veränderlich durch Aufmerksamkeit, Uebung, Ermüdung u. dgl., zweitens müßte ein Zirkelabstand, der geringer ist als der Durchmesser eines Empfindungskreises, bald mit beiden Füßen in Einen, bald in zwei zu-

sammenstoßende Empfindungskreise fallen können; vielmehr ist ein Empfindungskreis um jeden einzelnen Hautpunkt anzunehmen. Diese Ausstrahlung oder Irradiation der Erregung in die Nachbarschaft kann aber wiederum nicht einfach mechanisch erfolgen, denn sonst müßte der Empfindungskreis überall ziemlich gleiche Größe haben, und vollends wären die elliptischen Irradiationsbezirke an den Extremitäten unerklärlich. Vielmehr muß die Dichte der Nervenversorgung eine Rolle spielen, denn im Allgemeinen sind die Empfindungskreise um so kleiner, je mehr Nervenenden auf die Flächeneinheit fallen, und diese Verteilung ist in der Tat an den Extremitäten in Längs- und Querrichtung ungleich. Der Durchmesser des Empfindungskreises soll etwa 12 Tastkörperchen umfassen (Krause). Es ist also eine zentrale Irradiation der Erregung der Art anzunehmen, daß bei Reizung einer Hautnervenfaser eine Anzahl benachbarter mit erregt erscheinen. Wahrscheinlich liegt der Schlüssel zu dieser Erscheinung in der nicht streng isolierten Leitung der Zentralsubstanz. Da die Fasern, welche der erregten benachbart sind, ebenfalls, aber schwächer erregt erscheinen müssen, werden die Empfindungskreise um so kleiner, je schärfer das Sensorium feine Intensitätsunterschiede aufzufassen vermag.

Außer durch den Weber'schen Zirkelversuch kann die Feinheit des Tastens noch auf zahlreiche andere Arten gemessen oder verglichen werden, z. B. durch sogenannte Aesthesiometer. Das Brown'sche Instrument läßt aus einer schwach konvexen Fläche Stifte in einstellbarem Grade heraustreten und den Prominenzgrad bestimmen, bei welchem die Fläche als nicht glatt zu erscheinen beginnt (für die Fingerkuppen 0,01 mm, für Hand und Arm mehr. Das Hering'sche Aesthesiometer besteht aus 12 Stäben von verschiedener Rauhigkeit, durch Bewicklung mit Draht von verschiedener Stärke; die Erkennung der Bewicklung erfordert bei jedem Stabe einen anderen Grad von Schärfe des Tastsinns. In dieser Hinsicht zeigt sich folgende Reihe der Hautstellen (Rumpf): Fingerspitzen, Vola manus, Zehen, Handrücken, Vorderarm oben, Unterschenkel, Oberarm, Oberschenkel, Skapulargegend. Ferner hat man als Prüfungsmittel benutzt: Unterscheidung der Größe auf die Haut gedrückter Korkflächen, Erkennung der Gestalt und Lage aufgesetzter Pappränder, Erkennung von Reliefbuchstaben (Blindenschrift), oder von Buchstaben, die ein auf die Haut gesetzter Griffel schreibt; im letzteren Falle erscheint der Buchstabe an manchen Stellen in Spiegelschrift oder ganz umgekehrt aus psychologischen Gründen (Weber, Churchill).

Bei der Verschmelzung zweier Eindrücke von gemeinsamem Empfindungskreise summieren sich beide, so daß sie wahrgenommen werden, auch wenn sie einzeln unter der Schwelle (S. 331) liegen (v. Frey & Brückner).

Rasch auf einander folgende Eindrücke können zu einer kontinuierlichen Empfindung verschmelzen. Für 2 elektrische Reize muß hierzu das Intervall an der Stirn $<$ 0,022—0.056 sek sein, am Arm größer (v. Vintschgau & Durig). Tastreize verschmelzen am Schenkel bei 52 p. sek, am Arm bei 58—60, an den Fingerkuppen noch nicht bei 70 (Bloch). Jedoch fühlt man Schallschwingungen von noch erheblich höherer

Frequenz, wenn man eine mitschwingende Platte berührt, oder die Brust eines Sprechenden (Fremitus pectoralis, S. 201), oder die Lehne eines Stuhles, in welchem man beim Sprechen angelehnt sitzt. — Schwache kontinuierliche Hautreize werden oft nur intermittierend empfunden (Langer, Pastore), vielleicht wegen Schwankungen der Aufmerksamkeit.

III. Der Temperatursinn.

Die Temperatur der die Haut berührenden Körper, Luft, Flüssigkeiten, feste Gegenstände, wird durch das von ihnen verursachte Wärme- und Kältegefühl annähernd empfunden. Dadurch wird auch zuweilen beim Tasten das Material der Körper beurteilt, indem z. B. Metalle wegen ihres besseren Wärmeleitungsvermögens sich kälter anfühlen, als Holz von gleicher Temperatur.

Die letztere Erfahrung zeigt schon, daß der Temperatursinn nicht die absolute Temperatur anzeigt, etwa wie das Thermometer; ferner kommt uns das gleiche Wasser warm vor, wenn die eintauchende Hand soeben in kälterem war, und kalt, wenn in wärmerem. Viele Erfahrungen zeigen, daß im Allgemeinen Körper, welche wärmer sind als die Haut, sich warm anfühlen, Körper, welche kälter sind als die Haut, kalt, so daß man das Wärmegefühl vom Wärmerwerden, das Kältegefühl vom Kälterwerden der Haut ableiten muß (E. H. Weber, Hering).

Jedoch ist die Formulierung, daß Wärmeabgabe der Haut Kälteempfindung macht, nicht richtig, denn die Haut gibt z. B. an die Luft fast immer Wärme ab, ohne immer Kältegefühl zu haben; freilich könnte dies daher rühren, daß stationäre Vorgänge überhaupt nicht empfunden werden (Stern). Die richtigste Formulierung scheint folgende zu sein (Hering): Der nervöse Apparat der Haut nimmt je nach den Umständen eine bestimmte, zwischen Luft- und Innentemperatur liegende Temperatur an. Wird die letztere höher, so entsteht Wärmegefühl, wird sie niedriger, Kältegefühl, und keine Temperaturempfindung, wenn sie unverändert bleibt. Mit der Größe der betroffenen Fläche werden die Temperaturempfindungen stärker.

Zur Prüfung des Temperatursinns benutzt man meist dünnwandige Hohlgefäße, welche mit temperiertem Wasser gefüllt sind, oder durch welche solches strömt; die aufgesetzte Stelle kann eben, kuppenförmig oder spitz gewählt werden.

In der Nähe der Hauttemperatur selbst (bei 27—33°, Nothnagel) ist der Temperatursinn am feinsten. Die Körpergegenden gruppieren sich in Bezug auf die Empfindlichkeit gegen Temperaturdifferenzen, mit Hinweglassung der sehr regellosen Extremitäten, folgendermaßen (E. H. Weber): Zungenspitze, Augenlider, Wangen, Lippen, Hals, Rumpf. Die Glans penis hat keine Temperaturempfindung (Dessoir), Schleimhäute geringere als die Haut (Treves). Die der Mittellinie näheren Teile empfinden weniger fein. An den Extremitäten nimmt die Temperatur-

empfindlichkeit nach der Insertion hin zu. Die Kälteempfindlichkeit ist an sich größer als die Wärmeempfindlichkeit (Goldscheider).

Die Temperaturen, welche keine Empfindung bewirken, d. h. der Temperatur der Hautnerven am nächsten stehen, liegen für eine gegebene Hautstelle normal in einem sehr engen Bereich ($^1/_2$—1°); ihre absolute Lage wechselt natürlich sehr mit der Hauttemperatur, am wenigsten an bekleideten Stellen (um 1,8—3,8°), an der Hand um 10° und mehr (Leegaard). Kontinuierliche Temperaturänderungen werden um so schwerer wahrgenommen, je langsamer sie sind, z. B. plötzliche schon bei einem Betrage von $^1/_5$°, ganz langsame erst bei 10° und mehr (Scripture, vgl. S. 332).

Die Temperaturempfindung hat an sich ziemlich feinen Ortssinn (Goldscheider); andrerseits hat sie auf die Druckempfindung und deren Lokalisation Einfluß. Ein kälteres Gewicht erscheint schwerer als ein gleich schweres warmes (Weber). Ferner wird beim Zirkelversuch die Unterscheidung erleichtert, die Empfindungskreise verkleinert, wenn beide Spitzen ungleiche Temperatur haben (Czermak). Bei gleicher Temperatur beider Spitzen wird ihre Unterscheidung um so leichter, je mehr diese Temperatur von der der Haut verschieden ist (Klug).

Gegenstände, welche kälter als ungefähr 10, oder wärmer als ungefähr 47° sind, machen, nach einiger Zeit oder sogleich, keine Temperaturempfindung mehr, sondern Schmerz, welcher schnell zunimmt. Ob die angegebenen Grenzen mit der Temperatur des Nervenendapparats sich ändern, bedarf noch der Untersuchung. Der Schmerz tritt um so schneller ein, je mehr die Temperatur von der Körpertemperatur abweicht und je größer die ihr ausgesetzte Fläche (E. H. Weber).

Nach neueren Angaben (Donath, Veress), variieren die Schmerzgrenzen lokal und individuell sehr bedeutend; z. B. variierte bei einer Person je nach den Hautstellen die untere zwischen —11,4 und +2,8°, die obere zwischen 36,3 und 52,6°. Die Finger sind am wenigsten schmerzempfindlich bei Wärme und Kälte. Die individuellen Verschiedenheiten können 30 Grade betragen, daher weichen andere Angaben (Dessoir) erheblich ab.

Das Frost- und Hitzegefühl sind anscheinend nicht Empfindungen erhöhter oder erniedrigter Allgemeintemperatur, sondern nur ausgedehntere Hautempfindungen. So tritt z. B. der Fieberfrost bei abnorm erhöhter Innentemperatur auf.

Nach einem Aufenthalt in kaltem Zimmer macht die Winterkälte im Freien stärkeres Frostgefühl, als bei gut durchwärmtem Körper, trotz des Kontrastes; die Innentemperatur hat also, wie es scheint, erheblichen Einfluß (Hermann).

Die Wärmeempfindung durch lokale Einwirkung von Kohlensäure und die Kälteempfindung durch Menthol („Migränestift“) wird direkter Reizung und Hyperästhesie der wärmeempfindenden resp. kälteempfindenden Nervenapparate (s. unten) zugeschrieben (Goldscheider). Ueber sog. Heißempfindung s. unten.

IV. Die Organe der Hautempfindungen und Weiteres über dieselben.

Den Tastempfindungen liegt höchstwahrscheinlich stets eine Deformation der Haut zu Grunde; wo diese fehlt, wird selbst hoher Druck nicht gefühlt, z. B. beim Eintauchen von Gliedmaßen in Quecksilber; hier tritt nur an der Grenze des eingetauchten Teils ringförmige Druckempfindung ein (Meissner, v. Frey).

Tast- und Temperaturempfindungen sind so verschiedenartig, daß man verschiedene Organe für dieselben annehmen muß; auch werden bei nervösen Lähmungen beide nicht gleichzeitig gestört. Nach dem Prinzip der spezifischen Energie müssen außerdem für die Wärme- und Kälteempfindung verschiedene Nervenfasern angenommen werden.

In ein neues Stadium ist diese Frage getreten durch die Beobachtung (Blix, Goldscheider u. A.), daß es überall auf der Haut gesonderte Punkte für Druck-, Kälte- und Wärmeempfindung gibt. Die „Druckpunkte" stehen dichter als die „Temperaturpunkte", und von diesen die „Kältepunkte" dichter als die „Wärmepunkte" (jedoch kommt es vor, daß Flächen von 1 cm² nur eine Art enthalten, Alrutz); letztere beide nehmen an den Extremitäten nach oben zu, die Druckpunkte umgekehrt ab. Die „Schmerzpunkte" sind schon (S. 327) erwähnt. Die Punkte reagieren auf jede Art von Reiz mit ihrer spezifischen Empfindung.

Letzteres soll so weit gehen, daß Wärmereize als kalt empfunden werden, wenn sie Kältepunkte treffen, und umgekehrt (v. Frey, Alrutz), was freilich nicht unbestritten ist. Bei starker Reizung geben die Temperaturpunkte keinen Schmerz; der Wärme- und Kälteschmerz müßte also darauf beruhen, daß gewisse Temperaturen die Schmerzpunkte erregen. Eine von Wärmeempfindung und Wärmeschmerz verschiedene „Heißempfindung" soll darauf beruhen, daß flächenhafte Wärmeeinwirkungen von 42—44° sowohl die Wärme- wie die Kältepunkte erregen (Alrutz). — Für die Annahme von Schmerzpunkten wird u. a. angeführt, daß es auf der Mundschleimhaut eine schmerzlose, aber tastende und temperaturempfindende Stelle gibt (Kiesow). Pathologisch ist an Gliedmaßen auch das Umgekehrte beobachtet (Barker). Die Schmerzorgane sollen am oberflächlichsten liegen (v. Frey), die wärmeempfindenden am tiefsten (Thunberg). Die Schmerzpunkte liegen weit dichter gedrängt als die Druckpunkte, über 100 p. cm², sie haben lange Latenzzeit; ihre Reizschwelle ist etwa 1000 mal so hoch wie die der letzteren (v. Frey). Punktförmige Drücke können, wenn sie zwischen Druckpunkte fallen, sehr hohe Schwellenwerte zeigen.

Die Temperatur- und Druckpunkte sind durch keine besonderen Nervenendorgane ausgezeichnet, sondern nur durch büschelförmige Ausstrahlung von Nervenbündeln, deren Anordnung bei beiden etwas verschieden ist. Die Punkte sind in gekrümmten Ketten angeordnet, welche von gewissen Zentren, meist Haaren, ausgehen (Gold-

scheider). Das Verständnis der Hautempfindungen würde, wenn diese Beobachtungen richtig sind (sie sind nicht unbestritten), in weite Ferne gerückt sein. Namentlich würde die Theorie, daß Wärme- und Kälteempfindung die Dissimilations- und Assimilationsempfindung derselben Nerven sei (Hering), damit widerlegt sein.

Die Endorgane der sensiblen Nerven sind erst an wenigen Stellen bekannt, und ihr feinster Bau ist noch vielfach streitig. Man kennt bisher folgende Formen: 1. Vater-sche (Pacini'sche) Körperchen, ziemlich groß (0,5—4,0 mm) im subkutanen Zellgewebe, namentlich der Hohlhand und Fußsohle liegend, außerdem an den Geschlechtsorganen, vielen Muskeln und Gelenken, und in den sympathischen Plexus der Bauchhöhle (z. B. im Mesenterium der Katze). Sie sind eiförmig und bestehen aus vielfachen konzentrischen Bindegewebsschichten, die einen zylindrischen, aus Protoplasma bestehenden Körper (Innenkolben) umschließen; in letzterem verläuft die eintretende Nervenfaser als nackter Axenzylinder und endigt einfach oder in mehrere kurze Endzweige gespalten, mit kleinen knopfartigen Anschwellungen. 2. Nervenendkolben (W. Krause), ebenfalls ovale oder kuglige Bläschen von nur 0,03—0,06 mm Dm., bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit Kernen und einem weichen homogenen Inhalt, in den die Nervenfaser eintritt, um zugespitzt zu endigen: sie finden sich in vielen Organen, namentlich in Schleimhäuten, und liegen hier in der bindegewebigen Mukosa. Vermutlich sind die Organe ad 1. und 2. Modifikationen einer einzigen Grundform, welche in ihrer einfachsten Gestalt, d. h. ohne Hüllenformation, dargestellt zu werden scheint durch die folgenden: 3. Nervenendknöpfchen, die Endigungen der sensiblen Nerven der Kornea; die letzteren verzweigen sich zu feinen Fasern, welche in der subepithelialen Schicht ein gitterförmiges Netzwerk bilden; von diesem treten feine, zuweilen verzweigte Fasern in das Epithel aus und endigen innerhalb des Epithels (Hoyer), mit einem kleinen Knöpfchen. 4. Tastkörperchen (Wagner & Meissner), in einem Teile der Papillen der Kutis (die übrigen Papillen tragen Kapillarschlingen), am zahlreichsten in der Hohlhand und Fußsohle; länglich ovale, grob und unregelmäßig quergestreifte Kölbchen von 0,05—0,1 mm Länge, welche fast den ganzen Raum der Papille einnehmen, und in welche eine oder mehrere Nervenfasern, oder Zweige von solchen eintreten; dieselben endigen in eigentümlichen quergestreiften platten Zellen, den Tastzellen (Merkel), welche das Lumen ausfüllen. Diese Zellen kommen auch vereinzelt, oder zu mehreren vereinigt, als Nervenendapparate vor, z. B. am Entenschnabel, die sog. Grandry'schen Körperchen. Außer den hier genannten Grundformen sind noch zahlreiche Modifikationen und Uebergangsformen an einzelnen Fundorten nachgewiesen, z. B. an den Geschlechtsteilen, an den Tasthaaren (S. 329), an der Schnauze des Maulwurfs etc.

Durch elektrische oder mechanische Reizung der Nervenstämme selbst kommen meist nur Schmerzempfindungen zu stande, welche in die natürlichen Endigungen verlegt werden (S. 217); zuweilen hat die Empfindung einen juckenden oder prickelnden Charakter, zuweilen auch den einer Temperaturempfindung (Goldscheider), wahrscheinlich weil die Fasern von der entsprechenden Energie im Stamme überwiegen oder mehr angesprochen werden. Bei Hautdefekten haben die unterliegenden Teile zwar Schmerz-, aber kein Temperaturempfindungsvermögen (E. H. Weber).

Thermische Einflüsse können nur dann Temperaturempfindungen machen, wenn sie auf die natürlichen Endorgane in der Haut wirken. So z. B. macht Eintauchen des Ellbogens in Eiswasser in den Ulnarfingern nur Schmerzempfindung, wie jede andere Reizung des Ulnarisstammes, während an der Ellbogenhaut selbst Kälteempfindung auftritt (E. H. Weber). Bei Kompression eines Nervenstammes, z. B. beim „Einschlafen" eines Gliedes (S. 230), schwindet das Kälteempfindungsvermögen und das Tastvermögen vor dem Wärmeempfindungsvermögen (Herzen). Beim Nachlassen des Druckes treten die oben erwähnten Folgen der mechanischen Reizung in den Vordergrund.

Der Ernährungs-, Zirkulations- und Temperaturzustand der Haut sind für deren Wahrnehmungsvermögen von großer Bedeutung. Hyperämie der Haut, ebenso warme Bäder, vermindern den Tast- und Temperatursinn, Anämie vermindert den Tastsinn, erhöht den Temperatursinn, kalte Bäder erhöhen den Tastsinn, alles natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen (Alsberg, Stolnikow). Sehr starke Abkühlung (z. B. durch zerstäubten Aether), ferner gewisse Gifte, machen die Haut vollkommen unempfindlich. Spannung der Haut, z. B. der Bauchhaut bei Schwangeren, vermindert die Empfindlichkeit (Czermak, Teuffel); nach Anderen soll umgekehrt Dehnung den Tastsinn verschärfen (Schmey). Der Schmerzsinn wird nach den Einen durch Dehnung nicht geschädigt (Boeri & di Silvestro), nach Anderen vermindert, so daß man mit der geballten Faust ohne Schmerz heftig schlagen kann (v. Frey). Vermindernd wirken Narkotika; Morphium jedoch nur bei Allgemeinwirkung, nicht lokal (Rumpf gegen Eulenburg).

V. Die Bewegungsempfindungen.

1. Das Muskelgefühl. Ein zweckmäßiger Gebrauch der Muskeln ist nicht möglich, ohne daß das Bewußtsein beständig von deren Wirkung unterrichtet wird, oder wenigstens zentripetale, auf diesen Wirkungen beruhende Erregungen auf die geordneten Reflexe zurückwirken. Man kann sich in der Tat leicht überzeugen, daß man bei geschlossenen Augen von jeder Lage eines Gliedes ohne weiteres Kenntnis hat, teils durch die Hautempfindungen, teils aber durch Empfindungen in den Muskeln selbst, wohl auch in den Skeletteilen, Sehnen u. s. w.: an all diesen Gebilden sind sensible Nerven nachgewiesen. Für die Bedeutung der sensiblen Erregungen zeugen die Störungen der Muskeltätigkeit (Ataxie) durch Sensibilitätsstörungen; die Muskeln werden unzureichend oder übermäßig

angestrengt, oder verhalten sich wie ganz gelähmte („sensomotorische Lähmung“ Exner). Pferde und Esel können nach Durchschneidung der sensiblen Trigeminusäste nicht fressen und verhalten sich wie bei Facialislähmung (Ch. Bell, Magendie); der Kehlkopf wird durch Durchschneidung seiner sensiblen Nerven gelähmt (Pineles, vgl. S. 151); Frösche, welchen alle hinteren Wurzeln durchschnitten sind, machen keine spontane Bewegung mehr (H. E. Hering, vgl. auch S. 258). Hunde, welche gut auf drei Beinen laufen, können dies nicht mehr, wenn dem einen die sensiblen Wurzeln durchschnitten sind (Hering). Rückenmarkleidende können bei geschlossenen Augen nicht stehen, Gegenstände nicht sicher halten; Glieder, welche wegen Kälte, oder Druck auf den Nerven („Einschlafen“), undeutlich empfinden, werden auch ungeschickt bewegt. Daß nicht allein die Hautempfindungen in Betracht kommen (s. oben), wird dadurch bestätigt, daß enthäutete Frösche noch geordnete Bewegungen ausführen.

Außerdem kommt uns möglicherweise die Intention der Muskelkontraktionen unmittelbar zum Bewußtsein, so daß wir dadurch über unsere Bewegungen und die dadurch erreichten Körperstellungen belehrt werden. Ob die intendierte Kontraktion wirklich ausgeführt ist, scheint nicht unmittelbar empfunden zu werden; flektiert man z. B. die beiden ersten Gelenke des Zeigefingers, während die übrigen Finger gestreckt sind, so glaubt man bei geschlossenen Augen die dritte Phalanx des Zeigefingers flektieren zu können, obgleich dies unmöglich ist (Sternberg).

Einigermaßen meßbar ist das Muskelgefühl durch die Schätzung gehobener Gewichte; die Unterschiedsempfindlichkeit wird zu $^1/_{40}$ (E. H. Weber) bis $^1/_{10}$ (Hitzig, Jacobi) angegeben. Freilich setzen sich hier die Empfindungen aus Muskel- und Druckempfindungen zusammen; mit bloßer Druckempfindung (bei aufruhender Hand) kann man aber nur bis $^1/_3$ unterscheiden (Charpentier). Außerdem mischen sich allerlei täuschende psychische Momente ein. So erscheinen von gleich schweren Objekten die größten am leichtesten (Flournoy), auch bei Blinden (Rice); ein Stuhl erscheint leichter, wenn er mit beiden Händen gehoben wird als mit einer (Charpentier). Auch Nachlaß des Widerstands kann wie ein Druck empfunden werden; so fühlt man eine Art Stoß, wenn beim Entspannen einer gedehnten Gummischnur die Spannung aufhört (du Bois-Reymond), und wenn ein an einem Faden gehaltenes Gewicht beim Senken der Hand auf eine Unterlage auftrifft (Goldscheider & Blecher).

2. Die Empfindung passiver Bewegungen. Passive Bewegungen des Gesamtkörpers, sowohl gradlinige als drehende, werden deutlich empfunden, auch wenn der Gesichtssinn ausgeschlossen ist; die Empfindung schwindet jedoch bei gleichförmiger Bewegung bald, und beim plötzlichen Aufhören der Bewegung tritt die Täuschung einer entgegengesetzten Bewegung auf, so daß möglicherweise nicht die Geschwindigkeit, sondern nur die Beschleunigung (**52**) empfunden wird (Mach). Die dabei auftretenden Schwindelempfindungen und reaktiven Bewe-

gungen, welche bis zur Zwangsbewegung gehen können, sind schon (S. 292) besprochen.

In neuerer Zeit hat man begonnen, die elementaren Empfindungen, welche der Bewegungs- und Stellungsempfindung, der Gewichtsschätzung u. dgl. zugrunde liegen, experimentell zu sondern (Goldscheider, Loeb u. A.), jedoch kann hierauf nicht näher eingegangen werden.

Zur Erklärung der Bewegungsempfindungen genügen anscheinend die sensiblen Vorrichtungen aller Körperteile. Bei jeder regelmäßigen Bewegung müssen durch Trägheit, Zentrifugalkraft etc. gewisse Verlagerungen der beweglicheren Körperelemente gegen die festeren stattfinden, z. B. eine veränderte Verteilung der Blutmasse; durch Empfindung dieser Veränderungen, ferner des veränderten Drucks des Bodens, der Umgebung etc., Wahrnehmung der zur Erhaltung des Gleichgewichts nötigen Muskelanstrengungen (s. oben), sind Momente genug zu unbewußten Schlüssen über Art, Richtung etc. der Bewegung gegeben. Daß wesentlich die Beschleunigung empfunden wird und die folgende Ruhe als negative Beschleunigung erscheint, kann leicht durch das allgemeine Prinzip der größeren Empfindlichkeit für Veränderungen im Vergleich mit Zuständen, und den sukzessiven Kontrast, welcher zweckmäßiger beim Gesichtsorgan behandelt wird, erklärt werden. Die Annahme eines besonderen Sinnesorgans für Bewegungswahrnehmung ist also an sich nicht erforderlich; jedoch scheint ein solches in den Bogengängen des Ohrlabyrinthes zu liegen (s. unter Gehörorgan).

B. Der Geschmackssinn.

I. Das Geschmacksorgan und die Geschmacksnerven.

Das Geschmacksorgan hat seinen Sitz in gewissen Teilen der Mundschleimhaut, vor allem in der Zungenschleimhaut. Die genauere Begrenzung kann geschehen durch Auftupfen schmeckbarer Pulver (Flüssigkeiten würden sich zu leicht weiter verbreiten), auch durch die anatomische Aufsuchung der Schmeckbecher, welche als die eigentlichen Geschmacksorgane zu betrachten sind (Lovén, Schwalbe, 1867).

Die Schmeckbecher oder Geschmacksknospen sind becherförmige offene Körper, mit einem Bündel spindelförmiger Zellen erfüllt, deren innerste nervös sind; die letzteren sind mit den eintretenden Nervenfasern verbunden und am freien Ende borstenförmig zugespitzt. Schmeckbecher finden sich hauptsächlich an den Spalträumen der Papillae circumvallatae und foliatae; spärlich auch auf

den Papillae fungiformes, am weichen Gaumen und auf der Kehlkopfseite der Epiglottis. Bei Kindern sind sie auch an diesen Orten zahlreich (Stahr) und an der Epiglottis auch auf der Zungenseite vorhanden (Kiesow).

Aus der Verbreitung der Schmeckbecher ist zu schließen, daß hauptsächlich der hintere Teil der Zunge am Rücken und an den Seiten schmeckfähig ist, aber auch alle anderen Zungenteile, sowie weicher Gaumen und selbst Epiglottis etwas Geschmackssinn besitzen. Dies bestätigen auch die Versuche (Schirmer, Klaatsch & Stich, Drielsma, Michelson u. A.); jedoch kommen große individuelle Verschiedenheiten vor. Am vorderen Zungenteil ist das Schmeckvermögen unvollkommen, am besten meist für saure, am schlechtesten für bittere Substanzen (Lussana, v. Vintschgau). Bromsaccharin schmeckt an der Spitze süß, hinten bitter (Howell & Kastle). Nicht schmeckfähig sind die Lippen, das Zahnfleisch, die Wangenschleimhaut, die untere Zungenfläche, das Zäpfchen. Beim Kinde sind auch diese Teile schmeckfähig (Kiesow).

Hinsichtlich der Nervenbahnen, in welchen die Geschmacksfasern verlaufen, sind die Angaben zum Teil äußerst widerspruchsvoll, offenbar weil große individuelle Variationen vorkommen.

Abgesehen von dem rein motorischen Hypoglossus empfängt die Zunge folgende Nerven: Der hintere Abschnitt wird wesentlich vom Glossopharyngeus, zu einem kleinen Teil auch vom Vagus versorgt; der vordere Abschnitt vom Ram. lingualis des Trigeminus, welchem Fasern der Chorda tympani beigemischt sind. Der größte Teil der Chordafasern geht vom Lingualis zu den unteren Speicheldrüsen ab (Kap. X); daß aber ein Teil in die Zunge geht, folgt daraus, daß diese nach Durchschneidung der Chorda degenerierte Fasern enthält (Prevost, Vulpian). Die Chorda tympani stellt sich zwar als ein Ast des Facialis oder Intermedius (S. 279) dar, aber ein Teil ihrer Fasern könnte vom Trigeminus oder vom Glossopharyngeus stammen, mit welchen der Facialis oberhalb des Chordaabganges (am Ganglion geniculi) folgende Anastomosen eingeht: 1) mit dem Glossopharyngeus durch den Plexus tympanicus; 2) mit dem II. Ast des Trigeminus, resp. dessen Gangl. sphenopalatinum, sowohl direkt durch den Petrosus superfic. maj. als auch durch den vom Plexus tympanicus abgehenden Petrosus profund. maj.; 3) mit dem III. Ast des Trigeminus, resp. dessen Gangl. oticum, durch den Petrosus superfic. min.

Am allgemeinsten wird der Glossopharyngeus als Geschmacksnerv, wenigstens für den hinteren Zungenteil, angesehen; nach seiner Durchschneidung ist Degeneration von Schmeckbechern beobachtet (v. Vintschgau & Hönigschmied u. A.). Bei zentraler Glossopharyngeuslähmung ist in einem Falle Geschmacksverlust der ganzen Zungenhälfte, also auch des vorderen Teiles, festgestellt (Cassirer).

Die Beteiligung der Chorda für den vorderen Abschnitt wird dadurch erwiesen, daß Geschmacksstörungen am vorderen Zungenteil vor-

kommen bei Facialislähmungen, Paukenhöhlenerkrankungen, sowie (Wolf) nach operativer Durchschneidung der Chorda am Trommelfell. Ferner sind Geschmacksempfindungen bei Reizung der Chorda beobachtet (Urbantschitsch). Da jedoch nach intrakranieller Durchschneidung des Facialis keine Geschmacksstörung auftritt (Wachsmuth), so müssen die betr. Chordafasern aus dem Trigeminus oder Glossopharyngeus stammen (die Wege s. oben).

Nach intrakranieller Durchschneidung des Trigeminus oder Exstirpation des Gangl. Gasseri ist der Geschmack vorn meist aufgehoben, zuweilen aber erhalten (Krause u. A.), woraus geschlossen wird, daß in der Mehrzahl der Fälle die Geschmacksfasern der Chorda aus dem Trigeminus, wahrscheinlich dem II. Ast stammen, zumal Affektionen der Paukenhöhle auch bei intakter Chorda Geschmacksstörung machen können (Schlichting). Außerdem ist wahrscheinlich der Trigeminus direkter Geschmacksnerv für den Gaumen. Der Lingualis führt aber sicher außer den Chordafasern keine Geschmacksnerven, sondern nur sensible Nerven der Zunge zu (auch die Chorda scheint solche zu enthalten, Carl u. A.) Das Geschmacksgebiet der Chorda variiert von $^1/_3$ bis $^4/_5$ der Zunge (Schlichting).

So sind also anscheinend Trigeminus (mittels Chorda) und Glossopharyngeus in wechselnder Verteilung die Ursprünge der Geschmacksnerven. Es gibt sogar extreme Fälle, in welchen nur einer der beiden Nerven die Fasern liefert; denn bei zentraler Glossopharyngeuslähmung ist vollständige Geschmackslähmung (auch vorn) beobachtet (Cassirer), und nach Exstirpation des Gangl. Gasseri dasselbe (auch hinten) (Gowers).

II. Die Geschmackserregung.

Die Erregung des Geschmacksorgans geschieht durch flüssige, gelöste oder wenigstens in der Mundflüssigkeit lösbare Substanzen; zu diesen gehören vermutlich auch die großenteils (Stich) schmeckbaren Gase; Stickoxydulgas schmeckt z. B. süß. Außer der Stärke ist auch die Dauer der Erregung und die Zahl der erregten Fasern wesentlich, denn unmerkliche Geschmäcke werden durch längere Einwirkung und durch Vermehrung der Flüssigkeitsmenge merklich. Reiben begünstigt das Schmecken, vielleicht durch besseres Eindringen der Substanz in die mit Schmeckbechern besetzten Spalträume. Durch welche Eigenschaften der schmeckenden Körper der Geschmack bedingt ist, weiß man nicht. Saure und salzige Substanzen bewirken auch bei Lähmung des Glosso-

pharyngeus noch brennende Empfindungen (K. Lehmann), welche möglicherweise bei ihrer Geschmacksqualität beteiligt sind (v. Vintschgau).

Daß der Geschmack mit chemischen Eigenschaften zusammenhängt, lehren zahlreiche bekannte Tatsachen: der saure Geschmack der löslichen Säuren, der salzige vieler Neutralsalze; der süße derjenigen mehratomigen Alkohole, welche an jedem C ein OH haben, wie Glykol, Glyzerin, oder an den meisten C-Atomen, wie die Zucker; der bittere Geschmack vieler Zuckerverbindungen (Glukoside), der Alkaloide u. s. w.

Ueber den Verdünnungsgrad, bei welchem die Grenze der Schmeckbarkeit für die einzelnen Körper liegt, existieren zahlreiche Untersuchungen; Gesetze sind bisher kaum sicher festgestellt. Nach neueren Angaben (Höber & Kiesow) liegt die Schwelle für Salze bei derselben Molekularkonzentration (**26**); bei Vergleichung verschiedenartiger Salze zeigt sich aber die Schwelle bei gleicher Konzentration der dissoziierten Anionen (**115**), so daß wahrscheinlich diese die eigentlichen Erreger sind; bei Alkalien bewirkt eine bestimmte Konzentration des Anions (OH) süßen Geschmack. Jedoch bedürfen diese Angaben der Bestätigung.

Das Prinzip der spezifischen Energie erfordert die Annahme verschiedener Geschmacksfasergattungen, um die verschiedenen Geschmacksqualitäten zu erklären. Meist werden vier Elementargeschmäcke angenommen: Bitter, Sauer, Süß und Salzig. Für die Annahme getrennter Fasern spricht außer dem Vorkommen partiellen Schmeckvermögens (S. 342), die Beobachtung, daß die einzelnen Papillen nur auf Eine oder wenigstens nicht auf alle Geschmacksarten reagieren (Oehrwall, Kiesow).

In der Nähe der Papillae circumvallatae und foliatae finden sich auffallend viele Eiweißdrüsen, von denen eine Beziehung zur Geschmackserregung vermutet wird (v. Ebner). An den Papillae foliatae des Kaninchens tritt bei Reizung des Glossopharyngeus ein klares alkalisches Sekret aus, welches vielleicht die schmeckende Substanz zu beseitigen bestimmt ist (Drasch).

Elektrischer Geschmack. Legt man die Anode eines konstanten Stromes an die Zunge, die Kathode an einen andern Körperteil, so entsteht saurer, bei umgekehrter Anordnung ein brennender, meist als alkalisch bezeichneter Geschmack (Sulzer). Dies ist auch dann der Fall, wenn der Strom der Zunge nicht durch Metall, sondern durch Vermittlung eines feuchten Leiters zugeführt wird (Volta). Liegen beide Elektroden an der Zunge, so herrscht unter der Anode saurer, unter der Kathode alkalischer Geschmack. Ersterer ist stets der stärkere. Die Geschmäcke dauern so lange wie der Strom; nach der Oeffnung ist zuweilen momentan entgegengesetzter Geschmack vorhanden.

Induktionsströme wirken nur undeutlich; konstante Ströme dagegen schon bei viel geringerer Intensität, als zur Erregung gewöhnlicher sensibler Nerven nötig ist (Hermann & Laserstein). Bei aus der Zunge aussteigender Stromrichtung schmeckt man da, wo die Zunge dem Gaumen anliegt, sauer, weil hier Stromzweige in die Zunge

eintreten (HERMANN). Die Auffassung, daß der Geschmack von der Durchströmung der Geschmacksnervenstämme herrühre (ROSENTHAL), wird hierdurch widerlegt, ebenso durch den Umstand, daß er ausbleibt, wenn die Zunge kokainisiert ist (HERMANN & JÜRGENS, OEHRWALL). Auch würde nach dem Prinzip der spezifischen Energie nicht verständlich sein, warum beide Stromrichtungen qualitativ verschieden wirken. Vielmehr ist es wahrscheinlich, daß elektrolytische Produkte zwischen Hülle und Substanz der Nervenenden abgeschieden und geschmeckt werden (vgl. S. 239); auch könnte man annehmen, daß Sauer und Alkalisch die der Assimilation und Dissimilation entsprechenden Geschmäcke wären und der Strom je nach der Richtung den einen oder den andern Vorgang begünstigte (vgl. S. 242). Die Qualität des elektrischen Geschmacks wechselt ein wenig nach dem Orte (HOFMANN & BUNZEL), ferner nach der Spannung des Stromes; letzteres könnte darauf beruhen, daß bei höheren Spannungen andere Ionen frei werden (ZEYNEK).

Ueber subjektive Geschmacksempfindungen ist nichts Näheres bekannt, obwohl ihr Vorkommen festgestellt ist (Kontraste).

Von Geschmackskontrasten kann außer dem galvanischen Oeffnungsgeschmack, der vielleicht anders zu erklären ist, angeführt werden, daß destilliertes Wasser nach oder neben Salzwasser süß schmeckt; ferner sollen kontrastieren: Salzig und Süß, Salzig und Sauer; zu Bitter kein Kontrastgeschmack (KIESOW). Daß nach Ausspülung des Mundes mit Kaliumchlorat oder Kaliumnitrat Wasser süßlich schmeckt, soll jedoch nicht auf Kontrast, sondern auf Umstimmung des Sinnesorgans beruhen (NAGEL). Merkwürdig ist, daß 12—15 prozentige Zuckerlösungen durch zugesetzte Spuren von Kochsalz oder Chinin süßer schmecken (ZUNTZ). Die sog. „perversen" Geschmäcke bei Katarrhen u. dgl. sind vielleicht wirkliche Geschmackserregungen durch pathologische Produkte.

C. Der Geruchssinn.

I. Das Geruchsorgan und die Geruchsnerven.

Beim Menschen ist, im Vergleich zu den meisten Tieren, das G e r u c h s o r g a n von g e r i n g e r A u s b i l d u n g, sowohl was die Entwickelung des Bulbus (Lobus) olfactorius und die Oberflächengröße der Muscheln, als was die Leistungen betrifft: der wunderbare Geruchssinn des Hundes ist bekannt.

Die Regio olfactoria bildet beim Menschen einen braungelb gefärbten, nicht flimmernden Teil der Nasenschleimhaut, welcher einen kleinen Teil (jederseits kaum 1,25 cm^2) der engen Spalte zwischen der oberen Hälfte der Nasenscheidewand und der Lamina concharum (obere und mittlere Muschel) ausmacht. Mit diesem Raume kommunizieren direkt die hinteren Siebbeinzellen, indirekt auch die vorderen, sowie die Stirn-, Keilbein- und Kieferhöhlen, welche in den Hohlraum hinter dem freien Ende der Lamina concharum einmünden. Der größere, untere Teil der Nasenschleimhaut (SCHNEIDER'sche Haut) gehört zum Respirationsapparat, und ist rot, flimmernd, mit fast kavernöser Gefässentwickelung versehen und daher sehr schwellfähig.

Fig. 132 (nach BRAUNE & CLASEN) stellt einen frontalen Schnitt durch die Nasenhöhle dar; die Ebene geht durch die Mitte des Augapfels und den 1. Backzahn. *O* ist die Riechspalte, *RP* der respiratorische Teil der Nasenhöhle, *SS* die wie gewöhnlich verkrümmte Nasenscheidewand. *M* die untere Muschel, *L* die Lamina concharum. Die Räume *O* und *P* laufen hinten in den allgemeinen Nasenraum zusammen und in diesen Teil münden die meisten Nebenhöhlen. In der Figur trifft der Schnitt rechts die Mündung der Kieferhöhle *K*. Die weiß gelassene Schleimhaut wird durch Injektion viel dicker und dadurch die Hohlräume viel enger.

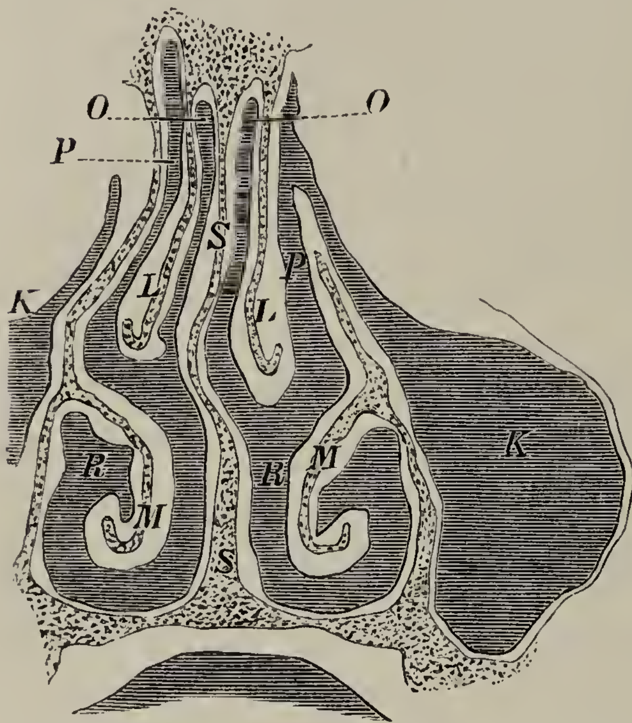


Fig. 132. Knochen punktiert, Schleimhaut weiß, Hohlräume schraffiert.

Das Sinnesepithel der Regio olfactoria, zu welchem die aus Fibrillenbündeln bestehenden Fasern der Olfactorii sich begeben, besteht aus an der Basis pigmentierten Stützzellen und aus Riechzellen, welche an der Basis mit Olfaktoriusfasern zusammenhängen und am Ende des distalen Fortsatzes bei Vögeln und Amphibien eine Anzahl langer steifer Haare (Riechhaare, MAX SCHULTZE) tragen. Bei Säugetieren werden teils ähnliche Haare angenommen, teils sind wirkliche Flimmerhaare beobachtet, welche auch bei den anderen Klassen neben den Riechhaaren vorkommen, aber wie es scheint nicht den eigentlichen Sinneszellen angehören. Die Olfaktoriusfasern enden im Bulbus olfactorius mit Dendriten, welche in rundlichen Gebilden (Glomeruli) liegen und mit Dendriten gewisser Rindenzellen in Berührung sind; die Riechzellen sind also als Neuronzellen zu betrachten. Die Schleimdrüsen der Riechhaut sind meist tubulös, beim Menschen aber azinös wie die der SCHNEIDER'schen Haut.

Bei Insekten und Krebsen scheint das Geruchsorgan in den Fühlern zu liegen (HENSEN, GRABER u. A.). Wassertiere können nicht wohl ein Geruchsorgan haben, die Geschmacksorgane können aber hier gewissermaßen in die Ferne spähen.

Beide Sinne sind nahe verwandt und können als „chemischer Sinn" zusammengefaßt werden (NAGEL).

II. Die Geruchserregung.

Das Geruchsorgan wird ausschließlich durch Gase und Dämpfe in Erregung versetzt; Anfüllung der Nasenhöhle mit riechenden Flüssigkeiten (in Rückenlage bei herabhängendem Kopfe) bewirkt keinen Geruch (E. H. WEBER); die entgegengesetzten Angaben (ARONSOHN, VASCHIDE) lassen noch Einwände zu. Die riechenden Dämpfe müssen, um wahrgenommen zu werden, in einem Strome die Nase passieren; wenigstens hört der Geruch nach einmaliger Anfüllung der Nase sogleich wieder auf und kehrt erst auf neue Einführung wieder, vielleicht weil die Substanz sehr rasch absorbiert und verbraucht wird (FICK). Häufiges Einziehen

(Schnüffeln) befördert daher das Riechen. Der Geruch ist beim Einziehen von vorn lebhafter, als wenn man die Dämpfe durch den Mund einatmet und durch die Choanen in die Nase treibt; er fehlt aber keineswegs im letzteren Fall (Hermann, Aronsohn). Es scheint, daß beim Einatmen durch die Nasenlöcher ein größerer Bruchteil dem Riechorgan zugeleitet wird, als von den Choanen (Bidder). Der vordere Teil des Nasenlochs ist, wie sich durch Einführung von Röhrchen nachweisen läßt, direkter mit dem Riechorgan verbunden als der hintere (Fick); an Leichen läßt sich durch Einführung ammoniakhaltiger Luft und Anbringung roter Lakmuspapierchen in der Nase, ferner durch Aspiration von Magnesiastaub, Tabakrauch, Lampenruß, nachweisen, daß der Luftstrom vom vorderen Nasenlochabschnitt in einem aufwärts gerichteten Bogen längs der Scheidewand die Riechregion erreicht (Exner & Paulsen, Kayser, Réthi u. A.).

Die lufthaltigen Nebenhöhlen der Nase (vgl. auch S. 184) besitzen keine spezifische Ausstattung, welche auf Geruchsvermögen schließen ließe. Man hat angenommen, daß sie, indem sie an der inspiratorischen Luftverdünnung teilnehmen, nachher wieder Luft in sich einsaugen, und daß die eingesogene Luft nun über die Regio olfactoria zu streichen genötigt ist (Braune & Clasen). Hiergegen spricht aber, daß man gerade beim Inspirieren am stärksten riecht, und daß ferner die meisten Nebenhöhlen mit dem geräumigeren mittleren Nasengang in ebenso direkter Beziehung stehen wie mit der Regio olfactoria, auf letztere also wenig wirken können.

Die Erregung der Nervenendorgane durch die Riechstoffe ist unverständlich. Den Riechhaaren schreibt man eine gewisse Bedeutung für diesen Vorgang zu, weil sie einerseits durch Wasser leicht zerstört werden (M. Schultze), und andrerseits Anfüllung der Nasenhöhle mit Wasser das Geruchsvermögen für einige Zeit aufhebt (E. H. Weber). Eine Mitwirkung des Pigments der Riechhaare wird vermutet, weil Albinos mangelhaften Geruchssinn haben und in gewissem Grade auch Kinder: bei diesen ist die Pigmentierung schwächer (Engelhard). Ob das den riechenden Dämpfen eigene starke Wärmeabsorptionsvermögen (Tyndall) eine Rolle spielt, ist höchst zweifelhaft. Die Ursache des besonderen Charakters eines Geruches ist ebenso unbekannt wie die der Riechbarkeit überhaupt; auch gibt es keinerlei Einteilung oder Skala, ja nicht einmal Adjektiva für die verschiedenen Gerüche; wir benennen sie nur nach Beispielen. Es ist deshalb auch unmöglich, etwa eine Anzahl elementarer Geruchsarten anzugeben, aus welchen sich die Gerüche zusammensetzen, und welchen nach dem Prinzip der spezifischen Energie besondere Geruchfasergattungen entsprechen würden. Der Geruch kann verschwindend kleine Substanzmengen erkennen.

In dieser Hinsicht ist am bekanntesten, daß ein Minimum Moschus, ohne nachweisbar an Gewicht zu verlieren, enorme Räume mit seinem Geruch erfüllen kann. Durch potenzierte Verdünnung mit Luft fand man die kleinste riechbare Moschusmenge zu 10^{-14} g, Jodoform 10^{-11} g (Berthelot). Merkaptan ist noch riechbar in Luft, welche $2 . 10^{-11}$ ihres Volumens davon enthält (Fischer & Pentzoldt), und in einer Menge, welche nur $^1/_{125}$ der durch die Spektrallinie nachweisbaren Natriummenge beträgt (Meyer & Jacobson). Die riechbaren Minima sind sogar benutzt worden, um für das Gewicht eines Moleküls eine obere Grenze festzustellen.

Die Methode, durch Verdünnung in Luft die Riechschwelle zu ermitteln (Valentin), kann nicht allein zur Vergleichung der Riechkraft verschiedener Stoffe, sondern auch der Riechschärfe verschiedener Individuen dienen. Für die Riechschwelle muß 1 Liter Luft enthalten: Orangenessenz 10 bis $5 . 10^{-7}$ g, Minzöl 50 bis $5 . 10^{-9}$, Vanillin noch weniger (Passy). Auch hat man die Verdünnung in Lösungen (z. B. für Kampfer) zur Ermittlung der Riechschwelle benutzt (Toulouse); übrigens ist die Riechkraft nicht bei der größten Konzentration am größten, sondern hat bei einer gewissen Konzentration ein Optimum (Zwaardemaker). Weit vollkommner ist das Zwaardemaker'sche Olfaktometer, dessen Prinzip die Darbietung einer variierbaren riechenden Oberfläche ist: ein in ein Nasenloch, oder verzweigt in beide, einfügbares Rohr ist innen mit dem Riechstoff bestrichen, oder besteht aus demselben; ein einschiebbares konzentrisches Rohr mit Teilung verdeckt einen Teil der Fläche. Die zu exponierende Fläche (Länge) ist umgekehrt proportional der Riechkraft des Stoffes und der Riechschärfe der Person. Die Zahlen der erforderlichen Längeneinheiten („Olfaktien") stehen in folgendem Verhältnis: Tolubalsam 1, Wachs 4, Kautschuk 10, Juchten 25, Zederholz 38 (Zwaardemaker). Von Einfluß ist namentlich die Temperatur der Substanz: nicht riechbare Minima sind in erwärmter Luft riechbar (Saweljew). Von den Alkoholen hat Amylalkohol, von den Fettsäuren Buttersäure die größte Riechkraft (Passy). Die Riechschärfe (für Kampfer) soll bei Frauen größer sein als bei Männern, und links größer als rechts (Toulouse & Vaschide; bei andern Sinnen ist es meist umgekehrt, was mit der Mehrentwicklung der linken Hemisphäre zusammenhängen soll — der Olfaktorius hat keine Kreuzung).

Die Zuführung verschiedener Gerüche zu beiden Nasenlöchern (z. B. mit je einem Olfaktometer) führt oft nicht zu einer Verschmelzung, sondern zu einem Wettstreit beider (Valentin). Jedoch sind auch zweifellose Mischgerüche (Nagel), ja sogar bei bestimmten Verhältnissen Kompensationen zur Geruchlosigkeit beobachtet (Zwaardemaker).

Längere Einwirkung eines Geruches hebt dessen Eindruck auf, während andere Riechstoffe noch wirken; nach längerer Ruhe wird auch ersterer wieder riechbar. Es findet also Ermüdung und Erholung, und zwar für eine einzelne Qualität, statt (Aronsohn u. A.).

Auch elektrische Erregung macht Geruchsempfindungen; man füllt hierzu die Nasenhöhle mit körperwarmer Kochsalzlösung und taucht in diese die eine Elektrode (Aronsohn); die Kathode macht bei der Schließung, die Anode bei der Oeffnung Geruch.

Der Trigeminus wird durch manche etwas ätzende Riechstoffe mit

erregt, was zu der irrtümlichen Behauptung Anlaß gegeben hat, daß auch nach Zerstörung der Olfactorii noch Geruchsvermögen vorhanden ist. Es besteht also hier eine ähnliche Beziehung zwischen sensiblem und sensuellem Eindruck, wie sie für gewisse Schmeckstoffe erwähnt ist. Die Bezeichnungen süßer, saurer Geruch sind schwerlich auf gleichzeitige Geschmackserregung zu deuten.

Gewisse krankhafte Zustände der Nase (Schnupfen, Einstreuen von Kokain etc.) heben das Geruchsvermögen zeitweise auf, zum Teil (Kokain, REUTER) nach anfänglicher Verstärkung, oder bringen abnorme Geruchseindrücke hervor. Ueber subjektive Geruchsempfindungen ist wenig bekannt. Ich bemerke nach gewissen lebhaften Gerüchen, z. B. nach kadaverösen, dass jede innerhalb einiger Stunden folgende unangenehme Geruchsempfindung auf das deutlichste den Charakter der ersten hat, und zwar ohne daß etwas an den Kleidern oder dgl. haften geblieben wäre.

D. Der Gehörsinn.

Geschichtliches. Die Lehre vom Gehörorgan und von dem Nutzen seiner Bestandteile wird schon von HALLER ungefähr so vorgetragen, wie sie heute lautet, und sogar Ansichten erwähnt, welche später vergessen und erst neuerdings wieder aufgestellt worden sind. Die Bedeutung der einzelnen Teile des inneren Ohres konnte erst nach Auffindung der Nervenendorgane sicherer diskutiert werden, welche in der Schnecke 1846 durch CORTI, in den Vorhofssäckchen und Ampullen 1850 durch M. SCHULTZE erfolgte. Die 1842 angestellten FLOURENS'schen Versuche an den Bogengängen, welche eine nicht akustische Funktion dieses Teiles anzuzeigen schienen, sind seit der Wiederaufnahme durch GOLTZ (1869) Gegenstand zahlreicher Arbeiten geworden. HELMHOLTZ förderte die Lehre vom Nutzen der Ohrteile 1868 durch eine physikalische Studie über das Trommelfell und die Gehörknöchelchen, und begründete eine geistreiche Theorie der Ton- und Klangempfindungen, ja sogar der musikalischen Aesthetik, durch ein 1863 erschienenes Werk.

I. Das Gehörorgan im Allgemeinen.

Sowohl die anatomische Verfolgung des Hörnerven, als auch die Tatsache, daß Menschen mit zerstörtem äußeren oder mittleren Ohr noch hören können, lehrt, daß die Aufnahmeapparate des Hörnerven im inneren Ohre oder Labyrinthe liegen, die übrigen Teile also nur physikalische Hilfsapparate darstellen. Setzt man bei verschlossenen Gehörgängen eine schwingende Stimmgabel an die Zähne oder auf den Scheitel, so wird ihr Ton deutlich gehört, indem die Schwingungen durch die Kopfknochen dem Felsenbein und dem Labyrinth direkt zugeleitet werden (Hören durch Knochenleitung). Bei Wassertieren beschränkt sich der

Gehörapparat meist auf das Labyrinth; die weiteren Organe treten erst bei den an der Luft lebenden Tieren hinzu.

Das wichtigste dieser Organe ist das Trommelfell, welches als gespannte Membran (67) die Luftschwingung leicht aufnimmt und sie mittels der Gehörknöchelchen auf das Labyrinth überträgt. Bei Amphibien liegt das Trommelfell an der Oberfläche; bei Reptilien und Vögeln, noch ausgeprägter bei Säugern, ist es in die Tiefe einer Nische oder eines Gehörganges gerückt, welchem sich noch Anhänge (Ohrtrichter) anfügen können.

Absolut genommen ist das Hören mit dem Trommelfell empfindlicher als dasjenige durch Knochenleitung; eine mit den Zähnen gehaltene Stimmgabel, welche soweit ausgeklungen ist, daß man sie nicht mehr hört, wird wieder hörbar, wenn man sie nunmehr vor das Ohr bringt (Rinne).

Die Knochenschwingungen können sich auch der Luft des Gehörganges und durch diese dem Trommelfell mitteilen („kraniotympanale Leitung"); man kann dies objektiv an Tierköpfen nachweisen, indem man durch die Paukenhöhle Gas zu einer manometrischen Flamme (65) leitet (Nagel & Samojloff): eine auf den Schädel gesetzte schwingende Stimmgabel gibt dann bei geschlossenem Gehörgange stärkere Flammenschwingung als bei offenem. So erklärt sich auch, daß das Hören durch Knochenleitung bei verschlossenem Gehörgange besonders stark ist (E. H. Weber), was freilich auch darauf beruhen könnte, daß das Trommelfell bei offenem Gehörgang etwas von der Energie der Kopfschwingungen an die Luft verliert (Mach).

Nach Versuchen, in welchen eine entfernte Knochenstelle mit einem Mikrophon verbunden wurde, erfolgt die Knochenleitung im kompaktesten Knochen am besten; die Härte der Felsenbeine begünstigt daher die Schallleitung von einem Ohr zum andern (H. Frey).

II. Die Funktionen des äußeren Ohres.

Das äußere Ohr besteht aus dem nach oben konvex gekrümmten, frontal verlaufenden (äußeren) Gehörgang, von hochelliptischem Querschnitt, welcher 24 mm lang, in seinen inneren zwei Dritteln knöchern, im äußeren Drittel knorpelig ist; und einem außen angesetzten unregelmäßigen flachen Trichter, der Ohrmuschel, deren Grundlage aus Knorpel besteht. Die Ohrmuschel kann durch Muskeln sowohl in ihrer Form etwas verändert, als auch im Ganzen etwas verstellt werden, indes sind namentlich die das Erstere besorgenden Muskeln beim Menschen und bei vielen domestizierten Tieren gänzlich ungeübt.

Der Gehörgang muß zweifellos als ein Leitungsrohr betrachtet werden, welches den Schall ungeschwächt dem am inneren Ende ausgespannten Trommelfell zuleitet (67). Seine Verschließung schwächt das

Hören sehr beträchtlich. Ueber die Ohrmuschel können Versuche am Menschen, bei welchem sie verkümmert ist, nichts Wesentliches aussagen; bei Tieren dient sie offenbar als Schalltrichter, welcher die Schallwellen der größeren Eingangsfläche auffängt, und sie durch Reflexion dem Gehörgang zuleitet. Ihre Stellung beim Menschen begünstigt etwas die Reflexion der von vorn kommenden Schallwellen gegen den Gehörgang, was möglicherweise zur Beurteilung der Schallrichtung beiträgt (s. unten). Sehr leise Geräusche werden aber am besten gehört, wenn ihre Quelle in der verlängerten Axe des Gehörganges liegt (Kalischer).

Versuche, bei welchen die ganze Ohrmuschel bis auf den durch eine Röhre verlängerten Gehörgang mit einer weichen Masse ausgefüllt war, haben keine merkliche Schwächung des Gehörs ergeben, also (für den Menschen) die reflektierende Funktion der Ohrmuschel unwahrscheinlich gemacht (Harless). Fehlen der Ohrmuschel bedingt ebenfalls keine Schwächung des Gehörs. Gegen die Reflexion überhaupt, sowohl an der Ohrmuschel wie am äußeren Gehörgang, wird angeführt, daß die Dimensionen dieser Organe zu klein sind im Verhältnis zur Wellenlänge des Schalls (Mach).

Künstliche Reflektoren von bedeutender Wirkung (für Schwerhörige) sind die Hörrohre, röhrenförmige, mit einem Trichter endende Verlängerungen des Gehörgangs. Die Stethoskope sind ebenfalls röhrenförmige Verlängerungen des Gehörgangs, welche mit dem anderen Ende den tönenden Körper berühren; bei ihnen ist indes ein Teil der Wirkung auf die Leitung der Wände zu beziehen, denn auch undurchbohrte Stethoskope sind wirksam; andrerseits zeigt die Wirksamkeit biegsamer Gummistethoskope, daß die Wandleitung nicht das Wesentliche ist. Das Audiphon von Rhodes ist eine mit den Zähnen verbundene große dünne Platte, welche die Luftschwingungen mit großer Fläche aufnimmt und auf die Kopfknochen überträgt. Als Antiphone bezeichnet man Vorrichtungen (gestielte hohle Metallkugeln) zur Verstopfung der Gehörgänge.

III. Die Funktionen des mittleren Ohres.

1. Das Trommelfell und die Gehörknöchelchen.

Das Trommelfell, dessen Bedeutung schon (S. 350) angegeben ist, hat die Gestalt eines flachen Kegels, dessen Meridiane wegen der Spannung der zirkulären Fasern nicht grade, sondern nach außen konvex sind (Fig. 133), und wird durch den Hammergriff, der von oben her in radialer Richtung zwischen seine Lamellen eingeschoben ist, in die Paukenhöhle hineingezogen. Die vom Trommelfellrand gebildete Ebene steht schief gegen die Axe des Gehörgangs, oben nach außen, unten nach innen geneigt. Weiteres kommt im Folgenden zur Sprache.

Die Gehörknöchelchen, Hammer, Amboß und Steigbügel, bilden eine starre Verbindung zwischen dem Trommelfell und der das Labyrinth abgrenzenden Membran des ovalen Fensters, und übertragen auf diese

die Schwingungen des Trommelfells. Von den Vögeln bis zu den Fischen sind die Gehörknöchelchen durch ein einziges stabförmiges Gebilde, die Columella, repräsentiert.

Der Hammer wird durch eine Bandmasse getragen, welche von vorn nach hinten durch die Trommelhöhle gespannt ist und zugleich seine Drehaxe bildet (Axenband, Helmholtz); sie besteht aus zwei an den Hals des Hammers sich inserierenden Bändern: einem vorderen, an die Spina tympanica ant. angehefteten, und einem hinteren, welches die Verlängerung des vorderen bildet. Um diese Axe wird der Hammer durch die seinem Griff sich mitteilenden Bewegungen des Trommelfells gedreht, und samt ihm der mit ihm artikulierende Amboß; letzterer wird wesentlich vom Hammer getragen, ist aber durch seinen kurzen Fortsatz dergestalt mit der hinteren Trommelhöhlenwand verbunden, daß er die Bewegungen des Hammers etwas modifiziert. Beide zusammen bilden einen komplizierten Winkelhebel, und der Nabel des Trommelfells kann sich nur vertikal zu seiner Randebene bewegen. Der lange Amboßfortsatz, dessen Ende mit dem Steigbügel artikuliert, schwebt etwas nach innen vom Hammergriff, dem er stets annähernd parallel bleibt. Die Spannung des Axenbandes bewirkt als Gleichgewichtsstellung des Hammergriffs und Trommelfells eine Neigung beider in die Paukenhöhle hinein.

Das Gelenk zwischen Hammer und Amboß ist sattelförmig; der Körper des Ambosses umfaßt die konvex-konkave Gelenkfläche am Halse des Hammers. Die Gelenkflächen sind mit einer Art von Sperrzahn versehen, so daß Einwärtsdrehungen des Hammers dem Amboß genau mitgeteilt werden, Auswärtsbewegungen aber nicht; der Steigbügel kann daher durch letztere nicht aus dem ovalen Fenster herausgerissen werden; gegen das zu starke Hineintreiben schützt die Spannung des Trommelfells selbst. Die Bedeutung der Gelenke in der festen Verbindung zwischen Trommelfell und Membran des ovalen Fensters liegt also darin, daß sie dem ersteren Exkursionen ohne Gefährdung des Labyrinths gestatten (Helmholtz).

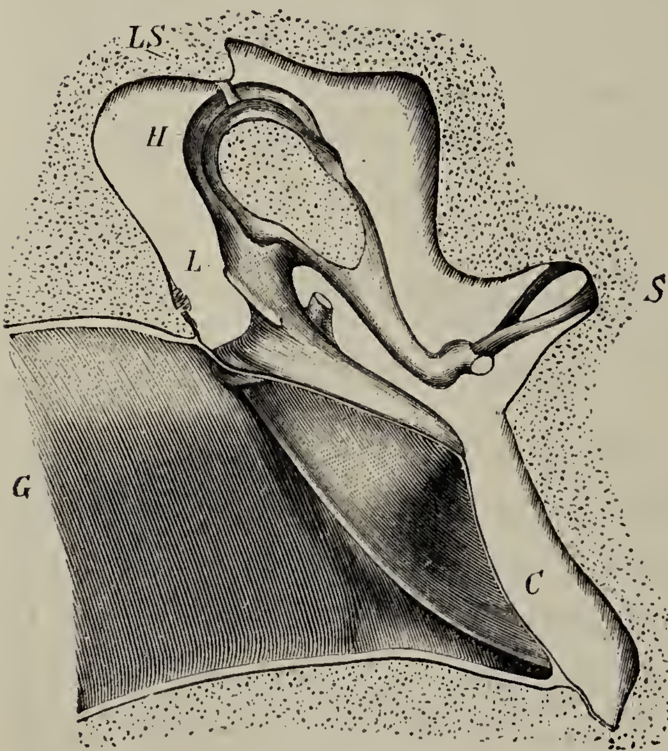


Fig. 133.

Zur Veranschaulichung des Trommelfells, der Gehörknöchelchen und der Paukenhöhle diene Fig. 133. Dieselbe stellt (nach Hensen) einen frontalen Schnitt durch das linke Ohr dar, bei viermaliger Vergrößerung. Der Schnitt geht dicht hinter dem

Gelenk durch den Amboß, und das Präparat ist von hinten betrachtet, so daß der vor dem Schnitt liegende Hammer und ein Teil des Ambosses in hinterer Ansicht erscheinen. *G* ist der Gehörgang, *C* die Paukenhöhle. Man sieht die Wölbung und den Anheftungsrand des Trommelfells, welches oben durch den kurzen Hammerfortsatz etwas nach außen gedrückt ist. Am Hammerhalse ist bei *L* eine Leiste zum Ansatz von (abgeschnittenenen) Ligamenten. *H* Kopf des Hammers, *LS* Lig. superius. Am Amboß sieht man den Sperrzahn, und die Sägefläche des kurzen Fortsatzes. Am Hammerstiel sieht man den Stumpf der Tensorsehne, ebenso am Steinbügelkopf den Stumpf des Stapedius.

2. Die Paukenhöhle, die Tuba Eustachii und die inneren Ohrmuskeln.

Die Paukenhöhle ist ein mit Luft erfüllter Hohlraum, welcher den Gehörknöchelchen freien Spielraum gewährt; sie kommuniziert mit den Warzenzellen (Bedeutung s. unten), und ferner mit dem Nasenrachenraum durch die Tuba Eustachii, deren nach außen flimmernde Schleimhaut die Paukenhöhlensekrete in den Rachen abführt. Die Tuba ist für gewöhnlich in ihrem knorpelig-membranösen Teile geschlossen, öffnet sich aber bei jeder Schluckbewegung, wahrscheinlich auch beim Gähnen, und gibt auch bei tiefer Inspiration und bei der Stimmgebung etwas nach. Bei jeder Oeffnung der Tuba hat die Paukenhöhlenluft Gelegenheit, ihre Spannung mit dem äußeren Luftdruck auszugleichen. Dies ist von großer Bedeutung für das Ohr; denn bei jedem Ueber- oder Unterdruck in der Paukenhöhle geraten Trommelfell und Gehörknöchelchen in eine Zwangsstellung, welche das Hören erschwert und schmerzhaft werden kann.

Der Tubenkanal ist 35 mm lang, im hinteren Drittel knöchern und hier permanent offen. Die knorpeligen vorderen zwei Drittel haben einen vertikal elliptischen Querschnitt, dessen Höhe nach vorn zunimmt (hinten 2, vorn 9 mm); das Rohr ist vorn schräg abgestutzt, dergestalt, daß die mediale Wand weiter nach vorn reicht als die laterale, von welcher auf einem vorn gelegten Transversalschnitt (Fig. 134, vergrößert) nur noch der oberste Teil als sog. Haken *b* übrig ist; den Rest der lateralen Wand bildet eine dem lateralen Knorpel *a* anliegende Membran: *T* ist das spaltförmige Lumen. Der Verschluß ist nachgiebig, wie der VALSALVAsche Versuch beweist (s. unten). Vom unteren Nasengang aus, welchem die Tubenöffnung gegenüberliegt, kann ein Katheter in die Tuba eingeschoben werden.

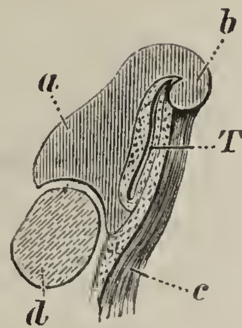


Fig. 134.

Muskeln, welchen die Eröffnung der Tuba zugeschrieben wird, sind der Tensor palati mollis (Sphenostaphylinus) und der Levator palati mollis

(Petrostaphylinus). Der erstere *c* entspringt zum Teil von dem Knorpelhaken *b*, nach Einigen auch von der lateralen Tubenwand selbst, welche er demnach von der medialen abziehen könnte. Manche sprechen ihm, da seine Hauptzugrichtung nach unten und innen geht, überhaupt die Oeffnungswirkung ab. Jedoch wäre es möglich, daß er durch Herabziehen des Knorpelhakens die laterale Tubenwand schlaff macht, und dadurch dem Luftdruck die Oeffnung ermöglicht. Noch unklarer ist die öffnende Wirkung des Levator, welcher der Tube nur entlang läuft; *d* stellt seinen Querschnitt dar. Man sieht beim Schlucken durch seine Kontraktion einen queren Wulst im unteren Teil des Tubenostium sich erheben (s. die Abbildung Kap. XI bei der Lehre vom Schlucken), während gleichzeitig der sog. Tubenwulst medianwärts und etwas nach oben rückt. Auch ohne Bewegung des Gaumensegels soll Oeffnung der Tuba möglich sein (YULE).

Der hier gegebenen Darstellung, daß die Tuba für gewöhnlich geschlossen ist und nur beim Schlingen sich öffnet (TOYNBEE, POLITZER, MOOS u. A.), steht die Behauptung beständigen Offenseins (RÜDINGER, LUCAE) gegenüber. Daß man in abgeschlossenem Luftraum bei starken Luftdruckschwankungen eine Bewegung des Trommelfells fühlt (MACH & KESSEL), beweist nicht viel für den Schluß, da dies auch bei Offensein der engen Röhre eintreten würde (LUCAE). Für kräftige Schallübertragung ist Geschlossensein der Tuba von Vorteil, ebenso die Kommunikation der Paukenhöhle mit den unregelmäßigen Hohlräumen der Cellulae mastoideae etc. (MACH & KESSEL). Daß die Tuba zum Hören der eigenen Stimme diene, ist unwahrscheinlich, da sie wahrscheinlich gewöhnlich geschlossen ist, und die Stimme grade bei ihrer Oeffnung abnorm klingt.

Durch In- oder Exspiration bei geschlossener Mund- und Nasenöffnung kann Luft durch die Tuba aus der Paukenhöhle ausgesogen resp. in dieselbe eingetrieben werden (VALSALVA'scher Versuch). Der zur Ueberwindung des Tubenverschlusses nötige Druck kann am besten im pneumatischen Kabinett gemessen werden; er beträgt zum Eintreiben über 200, zum Aussaugen nur 20—40 mm Hg, die Tuba wirkt also ventilartig, was auch aus der Mechanik des Verschlusses leicht begreiflich ist. Beim Schlucken gelingt das Eintreiben schon unterhalb 20 mm (HARTMANN). Oefteres Schlucken vermindert auch die beim Eintritt in komprimierte Luft (Fundamentierungscaissons) auftretenden Trommelfellbeschwerden.

Durch Luftdruckschwankung in der Paukenhöhle kann das Trommelfell an der Spitze des Hammergriffs um 0,76, der lange Amboßfortsatz um 0,21, die Steigbügelplatte um 0,25 mm ihre Stellung ändern; die

Bewegungen durch positiven Druck sind 2—3 mal so groß als die beim Saugen (Weber-Liel, F. Bezold).

Die Sehne des Tensor tympani setzt sich, nachdem sie über ihre Rolle gegangen, einen rechten Winkel mit dem Hammergriff bildend, dicht unter der Drehaxe des Hammers an. Sie zieht bei der Kontraktion des Muskels den Hammergriff samt dem Trommelfell weiter nach innen, wodurch das letztere stärker gespannt wird. Die vom Trigeminus abhängige Kontraktion kann von Manchen willkürlich hervorgerufen werden (J. Müller); ferner erfolgt sie als Mitbewegung bei kräftiger Kontraktion der Kaumuskeln (Fick). Der Nutzen der Kontraktion für das Hören könnte in festerem Anschluß der Knöchelchengelenke, oder auch in Dämpfung, endlich in Einstellung des Trommelfells für höhere Töne liegen (s. unten). Nachgewiesen ist am Hunde durch ins Trommelfell eingestochene Nadeln, daß der Muskel sich im Anfang jedes Schalleindrucks reflektorisch kontrahiert (Hensen & Bockendahl, Pollak), besonders auf höhe Töne, und von Vokalen auf A, E, I: der Reflex erstreckt sich von einem Ohr auf beide Seiten (Hammerschlag).

Auch am Menschen scheint dieser Reflex vorhanden zu sein: ein permanenter Ton wird auf rythmische Impulse (Metronomschläge) jedesmal vorübergehend verstärkt, und zwar nach etwa 0,3 sek; wahrscheinlich ist dies die für den Reflex nötige Zeit (Hensen).

Der von hinten her an das Köpfchen des Steigbügels sich ansetzende kleine Stapedius, vom Facialis innerviert, liegt in der Ebene des Steigbügels, fast senkrecht zu dessen Axe. Er zieht das Amboß-Steigbügelgelenk nach hinten; die Folgen hiervon sind nicht klar. Manche schreiben ihm eine Auswärtsbewegung der Gehörknöchelchen, also eine gegen den Tensor antagonistische, trommelfellerschlaffende Wirkung zu (Politzer). Die Angabe, daß sich der Stapedius beim Lauschen kontrahiere (Ostmann), ist ungenügend begründet.

Viele Personen können willkürlich ein knackendes Geräusch im Ohre hervorbringen, welches früher mit der Kontraktion des Tensor tympani in Zusammenhang gebracht wurde (Muskelgeräusch oder plötzliche Trommelfellspannung). Gegen diese Erklärung spricht, daß das Geräusch nicht mit Einziehung des Trommelfells (nachweisbar an einem in den Gehörgang eingepaßten Manometer) verbunden ist (Politzer, Löwenberg). Viele leiten es daher von plötzlicher Oeffnung der Tuba Eustachii ab.

3. Die Schallleitung im mittleren Ohr.

Da die Dimensionen des ganzen schallleitenden Apparates im Verhältnis zur Wellenlänge der hörbaren Töne sehr klein sind, so muß man annehmen, daß alle Teile gleichzeitig in gleicher Phase begriffen sind,

also als Ganzes hin- und herschwingen (E. Weber, Helmholtz). Die schwingenden Teile des Ohres verhalten sich dem Schall gegenüber im Prinzip wie ein Resonator (**65**). Aber im Gegensatz zu den künstlichen Resonatoren, welche nur durch ihren Eigenton in merkliche Mitschwingung versetzt werden, reagiert das Ohr nicht bloß auf jeden Ton gleich gut, sondern folgt auch jedem Klang und jedem Geräusch auf das Genaueste. Sollte auch im Ohr eine Zerlegung jedes Schalls in einfache Bestandteile durch eine Reihe von Resonatoren stattfinden (s. unten), so muß doch vor dieser Zerlegung die Leitung den Schall in all seinen Details erhalten; also müssen die äußeren schallleitenden Teile, besonders das Trommelfell, wesentlich andere Eigenschaften besitzen als gewöhnliche gespannte Membranen. Schon seine geringe Masse und Spannung, sowie seine starke Dämpfung durch die Anhänge (Gehörknöchelchen und Labyrinthwasser) stellen günstige Momente dar (vgl. **54**, **66**). Ferner läßt der unsymmetrische Bau des Trommelfells es möglich erscheinen, daß dasselbe gleichsam unendlich viele Eigentöne hat; wie auch Phonautographenmembranen (**66**), wenn sie die Krümmung des Trommelfells und einen eingelassenen Radius nach Art des Hammergriffs haben, am treuesten die verschiedensten Schwingungen aufnehmen (Fick, Hensen). Außerdem aber scheint ein wesentliches Moment, daß schon die kleinsten Elongationen zur Erregung der höchst empfindlichen Hörnervenendigungen ausreichen, und für sehr kleine Elongationen der Einfluß des Eigentons sehr gering ist. Ja es sind sogar Vorrichtungen vorhanden (Helmholtz), welche die Größe der Elongation vermindern, während entsprechend an Kraft gewonnen wird. So hat die Krümmung der Trommelfellmeridiane (S. 351), wie theoretische Betrachtung lehrt, die Folge, daß die auf die Fläche wirkenden Stöße den Nabel des Trommelfells so bewegen, als ob sie am Ende eines sehr langen, dieser aber am Ende eines sehr kurzen Hebelarms angebracht wäre; ferner wirkt in gleichem Sinne, daß von der Axe ab gerechnet der Hammergriff 1,5 mal so lang ist als der lange Amboßfortsatz; endlich ist die Kleinheit der Membran des ovalen Fensters im Verhältnis zum Trommelfell ein ähnliches Moment.

Die vorstehenden theoretischen Ableitungen sind teilweise durch Mikrophonversuche an Leichenpräparaten bestätigt (Mader).

Obgleich das Trommelfell allen Schwingungen genau folgt, so macht doch möglicherweise gesteigerte Spannung, welche den Eigenton erhöht, hohe Töne stärker wirksam. Hierdurch wäre eine Art Akkommodation an höhere Tonlagen möglich; wirklich sind beim Aufeinanderpressen der Kiefer, durch die gleichzeitige Tensorkontraktion (S. 355), sehr hohe Töne

besser hörbar (LUCAE). Neben der Akkommodation für hohe Töne durch Tensorkontraktion soll auch eine solche für tiefe Töne durch Stapediuskontraktion möglich sein und daher (vgl. S. 355) bei kräftigem Lidschluß eintreten (LUCAE).

Die Membran des runden Fensters bildet neben der des ovalen eine zweite Abgrenzung zwischen Paukenhöhle und Labyrinthwasser; auf Druck gegen die eine Membran wölbt die andere sich hervor, da das Labyrinthwasser in eine sonst unnachgiebige Höhle eingeschlossen ist. Ohne das runde Fenster würde der Steigbügel keine Bewegungen machen können, jede Bewegung des Trommelfells würde die Membran des ovalen Fensters und das Labyrinthwasser gefährden. Unrichtig ist aber die Vorstellung, daß auch bei den zum Hören nötigen Schwingungen des Steigbügels die Membran des runden Fensters jedesmal in entgegengesetzter Richtung auszuweichen habe; die Amplituden sind hierzu viel zu gering. Ueberhaupt bestehen vermutlich die Oszillationen der Gehörknöchelchen gar nicht in Drehungen um deren Axe, sondern die Axe schwingt selber mit. Als zweiter Zugang zum Labyrinth kann auch das runde Fenster Schwingungen zuleiten, wie durch direkte Beobachtung seiner Membran bei verschlossenem ovalen Fenster nachweisbar ist (WEBER-LIEL).

IV. Die Funktionen des inneren Ohres.

1. Nervenendigungen im Labyrinth.

Die Endapparate des Hörnerven sind an der inneren Oberfläche geschlossener Hohlorgane angebracht, welche das Labyrinth großenteils ausfüllen (in Fig. 135—137 schematisch dargestellt). Beim Menschen sind zwei getrennte Systeme solcher Organe zu unterscheiden: 1. der Utriculus (Sacculus hemiellipticus) mit den drei häutigen Bogengängen, welche die halbkreisförmigen Kanäle fast ausfüllen; 2. der Sacculus (Sacc. hemisphaericus) mit dem Canalis cochlearis der Schnecke; der letztere

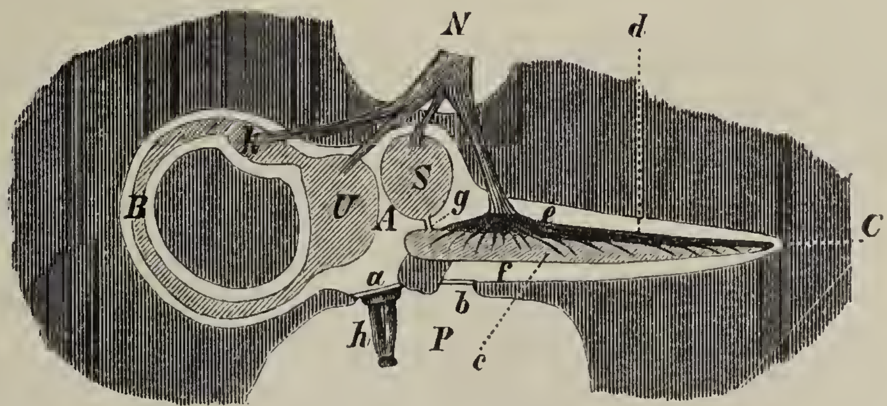


Fig. 135.

Schematischer Durchschnitt des inneren Ohres.

A Vorhof, *B* ein Bogengang, *C* Schnecke, aufgewickelt dargestellt, *P* Paukenhöhle, *U* Utriculus, *S* Sacculus, *N* Hörnerv, *a* Membran des ovalen Fensters, *b* Membran des runden Fensters, *c* Canalis cochlearis, *d* Lamina spiralis ossea, *e* Scala vestibuli, *f* Scala tympani, *g* Canalis reuniens, *h* Steigbügel, *k* Ampulle. — Das senkrecht Schraffierte ist Knochen, das schräg Schraffierte Endolymphe, die weiß gelassenen Felder im Labyrinth Perilymphe.

Raum wird dadurch gebildet, daß von der knöchernen Schneckentreppe (*L. O.*, Fig. 137) zwei Membranen zur gegenüberliegenden Schneckenwand abgehen, die Membrana basilaris, und die REISSNER'sche Membran *M. R.*; der zwischen beiden bleibende Kanal *C. C.* ragt am unteren Schneckenende in den Vorhof hinein, und ist hier durch den feinen Canalis reuniens (HENSEN), *g* Fig. 135, mit dem Sacculus verbunden. Beide Systeme sind von kontinuierlichem Epithel ausgekleidet und mit einer zähen Flüssigkeit, der Endolymphe, erfüllt. Der Rest des knöchernen Labyrinths, also der Vorhof außerhalb der Otolithensäcke, der enge Raum der Bogengänge außerhalb ihrer Häute, endlich die beiden den Can. cochlearis einschließenden Schneckentreppen, die obere, Scala vestibuli *Sc. Ve.*, die untere, mit dem runden Fenster endende Scala tympani *Sc. Ty.*, sind mit dem eigentlichen dünnflüssigen Labyrinthwasser (Perilymphe) erfüllt; die Endolymphe kann mit dem Glaskörper, die Perilymphe dem Humor aqueus des Auges verglichen werden.

Von den Labyrinthteilen finden sich die Otolithensäckchen auch bei Wirbellosen bis zu den Würmern und Quallen hinab, die Bogengänge nur bei den Wirbeltieren, und die Schnecke ausgebildet nur bei den Vögeln und Säugetieren, weniger entwickelt auch bei Reptilien, rudimentär bis zu den Fischen.

Die Bogengänge, in Fig. 136 schematisch von oben her dargestellt, sind bei allen Wirbeltieren in drei zu einander senkrechten Ebenen angebracht, einer horizontalen und zwei vertikalen, welche mit der Frontal- und Sagittalebene Winkel von 45° bilden. Der horizontale wird jetzt meist als Can. externus (*E*), die beiden vertikalen als Can. anterior (*A*) und posterior (*P*) bezeichnet. Parallele (und physiologisch zusammengehörige, s. unten) Ebenenpaare haben also: 1) beide externi (*E*, *E'*), 2) linker anterior und rechter posterior (*A*, *P'*), 3) rechter anterior und linker posterior (*A'*, *P*). Jeder Bogengang hat ein Ampullenende (*a*), und ein freies Ende (*f*); anterior und posterior vereinigen sich zu einem gemeinsamen freien Ende (*f'*).

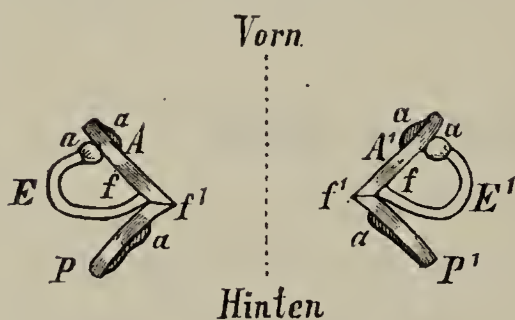


Fig. 136.

Die Perilymphe kommuniziert durch den Aquaeductus cochleae (Ductus perilymphaticus) mit dem Subarachnoidalraum, die Endolymphe durch den von beiden Vorhofssäckchen ausgehenden Aquaeductus vestibuli (Ductus endolymphaticus) mit einem in der Schädelhöhle liegenden Endbläschen. In beiden Flüssigkeiten herrscht also vermutlich der S. 321 erörterte Druck.

Der Hörnerv besitzt Endorgane: 1. In den Ampullen der Bogengänge, und zwar in einer mit einem Nervenepithel versehenen halbkreisförmigen Falte derselben (Crista acustica) an der Konkavität des Bogengangs. Auf derselben stehen die langen feinen Hörhaare, bei manchen Tieren weit in die Ampulle hineinragend; dieselben wurzeln auf den mit Nervenfasern zusammenhängenden sog. Hörzellen des Nervenepithels, dessen übrige Zellen indifferente Zwischenglieder zu sein scheinen. 2. In den Vorhofs- oder Otolithensäckchen (Utriculus und Sacculus). Auch hier endigt der Nerv in einer Crista oder (bei den Säugetieren) Macula acustica, welche mit

kürzeren Haaren besetzt ist, und welcher eine die Otolithen enthaltende Gallerte anliegt; letztere Gebilde bestehen aus mikroskopischen Krystallen von Kalkkarbonat in Arragonitform, die kleinsten Krystalle haben Molekularbewegung. Bei Knochenfischen sind die Otolithen große knochenartige Konglomerate von charakteristischer Form. 3. Im Corti'schen Organ des Canalis cochlearis (*C. C.*, in der teilweise schematischen Fig. 137). Die Fasern des in die Spindel eintretenden Schneckennerven haben daselbst ihr Spinalganglion (S. 279), das Gangl. spirale, und gehen durch die radiären Kanälchen *NN* der Lamina ossea in den Canalis cochlearis ab; sie begeben sich zu einer eigentümlichen Formation, welche sich aus dem Epithel des letzteren auf der Basilarmembran entwickelt hat, dem Corti'schen Organ. Die Hauptteile des letzteren sind nach den neueren Untersuchungen folgende: Auf jedem radialen Durchschnitt finden sich zwei elastische, härtliche Pfeiler *a* und *b*, welche mit ihren Köpfen

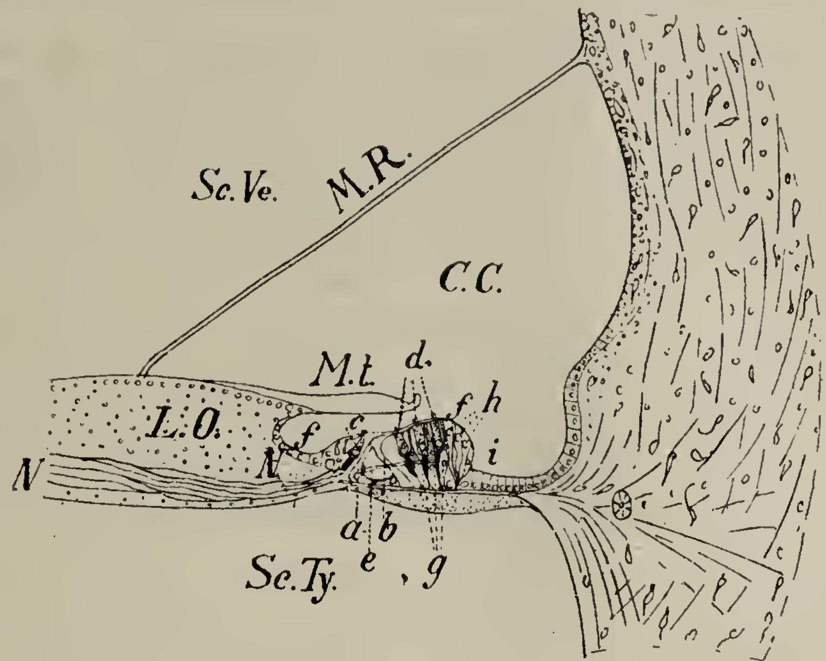


Fig. 137.

mit einander artikulieren, die Corti'schen Bögen oder Pfeiler. Dieselben tragen eine zierlich durchbrochene Kutikularmembran, die Lamina reticularis *ff*, an deren Stützung sich auch die Deiters'schen Stützzellen *g* und weiterhin die Hensen'schen Zellen *h* beteiligen; letztere sind anscheinend nur besonders hohe Zellen des Epithels *i*. Als die eigentlichen Sinneszellen werden die Haarzellen angesehen, welche mit ihren behaarten Köpfen in Löchern der Lamina reticularis stecken; man unterscheidet je eine innere *c* und 3 äußere *d* (beim Menschen kommt in den höheren Windungen der Schnecke noch eine vierte, hie und da sogar eine fünfte hinzu). Die Nervenfasern *NN* lassen sich bis zur inneren Haarzelle und durch den sog. Tunnelraum zwischen den Corti'schen Bögen *a* und *b* hindurchgehend (*e*) auch zu den äußeren Haarzellen verfolgen, unter welchen sie in spiraligen Gängen verlaufen, welche in der Figur im Querschnitt schwarz dargestellt sind. Das ganze Corti'sche Organ ist von einer weichen Deckmembran *M.t.* bedeckt, die von der Lamina ossea ausgeht, und in der Flüssigkeit des Can. cochlearis mit freiem Rande endigt.

2. Die Funktionen der einzelnen Labyrinthteile.

Die angegebene Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Labyrinthteile in der Tierreihe läßt vermuten, daß die Otolithensäckchen mit der elementarsten, die Schnecke mit der höchsten Gehörleistung betraut ist.

Indessen ist für die Bogengänge und Otolithensäcke neben der akustischen noch eine andere Funktion experimentell nachweisbar: Verletzungen dieser Organe haben nämlich lokomotorische Störungen zur Folge (Flourens 1842, Goltz 1869). Nach Verletzung eines Bogen-

gangpaares mit parallelen Ebenen (S. 358) zeigen namentlich Vögel bei jeder Erregung ein Kopfpendeln in einer zu diesen Ebenen parallelen Ebene, und die Neigung sich um eine zu dieser senkrechte Axe zu drehen, resp. zu überschlagen. Auch wird angegeben, daß solche Drehungen durch elektrische und mechanische Reizung eines Bogenganges hervorgerufen werden können, und zwar soll Verschiebung der Endolymphe in der Richtung gegen die Ampulle Drehung um die bezeichnete Axe in dem der Verschiebung entgegengesetzten Sinne bewirken (Breuer, J. R. Ewald).

Vollständige Exstirpation beider Labyrinthe macht die Tiere anscheinend desorientiert, besonders bei verschlossenen Augen; sie nehmen die verkehrtesten Kopf- und Körperstellungen ein, sind hilflos und können nicht selbständig fressen (Ewald). Aehnliche Folgen hat nach mehreren Autoren auch Durchschneidung der Acustici.

Bei Tieren, welche Operationen an den Otolithensäcken gestatten (Fische, Krustazeen, Kephalopoden), tritt nach Exstirpation derselben oder Wegnahme der Otolithen ebenfalls abnorme Körperhaltung ein (Delage u. A.). Bei Krebsen, welche ihre Otolithen nach der Häutung durch Sand u. dgl. ersetzen, kann man veranlassen, daß sie Eisenpulver dazu verwenden, und findet, daß sie dann durch Magnete zu bestimmten Stellungsänderungen gebracht werden (Kreidl).

Im Einzelnen sind die Angaben über die Operationen an Bogengängen und Otolithen noch vielfach widersprechend und unsicher. Am Frosche und Siredon soll Wegnahme der Otolithen keine Desorientierung machen (Laudenbach). Die Folgen der Bogengangdurchschneidung beruhen auf Ausfall, und nicht auf Reizung; denn Kokainisierung eines Bogengangs ändert nach der Durchschneidung nichts (Gaglio). Die merkwürdigen Bewegungen der japanischen Tanzmäuse sollen nach Einigen auf Defekten der Bogengänge beruhen (Rawitz u. A.).

Man schließt aus den angegebenen Tatsachen, daß das Labyrinth ein Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellung im Raum und der Kopfbewegungen ist (Goltz, Mach, Breuer, Ewald u. A.), und mittelbar also auch für die Orientierung des ganzen Körpers. Meist stellt man sich vor, daß jede Rotation sich nach den drei Koordinatenebenen der Bogengangpaare zerlege, und jeder Anteil durch relatives Zurückbleiben der Endolymphe eine Verschiebung der Haare bewirke. Diese würde nur im Augenblick der Geschwindigkeitsänderung (vgl. S. 340) eintreten. Während die Ampullen die rotatorischen Bewegungskomponenten zur Wahrnehmung bringen, sollen die Otolithen, welche als schwere Körper ganz besonders zurückbleiben werden, die gradlinigen Komponenten und durch die Richtung ihres Druckes die statische Haltung erkennen lassen.

Bei Wirbeltieren sind die Otolithen so auf den Haaren befestigt, daß sie durch ihre Schwere an denselben gleitend ziehen könnten; bei niederen Wirbeltieren sollen die Gleitrichtungsebenen zu einander senkrecht stehen (Breuer). Bei Säugern ist der eine Otolithenapparat (Lagena) zur Schnecke entwickelt; Vögel haben außer der Schnecke drei. Bei den Rippenquallen (Ktenophoren) ist der Otolith so auf vier in Sinneszellen wurzelnde Federn gestützt, daß er bei Neigung des Körpers ungleich auf dieselben drückt, und durch Verbindung der Sinneszellen mit den Schwimmplättchen (S. 116) eine Wiederaufrichtung des Körpers bewirken kann (Chun, Engelmann, Verworn). Bei Fischen sollen die Sinnesorgane der Seitenlinie analoge Bedeutung haben (Lee).

Nach Labyrinthexstirpation zeigen die Tiere eine gewisse Muskelschlaffheit, welche mit einer besonderen tonisierenden Reflexwirkung des Organs zusammenhängen soll (Ewald). Auch Beziehungen zur Totenstarre werden behauptet. Dieser Gegenstand ist noch ganz unaufgeklärt.

Nach Einführung reizender Substanzen in den Gehörgang (Chloroform, Chloral) werden zuweilen Zwangsbewegungen und Gleichgewichtsstörungen beobachtet (Brown-Séquard u. A.), welche von Einigen einer Einwirkung auf die Bogengänge zugeschrieben werden (Vulpian); sie bleiben an labyrinthlosen Tieren aus (Friedmann). Dieselbe Wirkung hat auch Eintreibung von Flüssigkeiten in die Paukenhöhle, aber nicht durch Reizung der Bogengänge, sondern durch Eindringen in den Arachnoidalraum auf dem Wege des runden Fensters und des Aquaeductus cochleae (Baginsky).

Folgerichtig wird auch der rotatorische Schwindel und seine reflektorischen Wirkungen (Nystagmus, Zwangsrotationen, vgl. S. 292), von Einigen auch der galvanische Schwindel (S. 293), vom Labyrinth abgeleitet. In der Tat bleiben die Drehschwindelerscheinungen nach Exstirpation der Labyrinthe aus (Ewald). Dagegen hat sich das Ausbleiben des galvanischen Schwindels (Ewald u. A.) nicht bestätigt (Hermann & Strehl). Nystagmus tritt übrigens beim Menschen nachweisbar auch als Reaktion auf Gesehenes auf, z. B. wenn man beim Eisenbahnfahren den Vordergrund zu betrachten sucht (Hermann).

Bemerkenswert ist, daß Verletzungen des Bogengangapparates bei Fischen und Vögeln die größten Störungen macht, d. h. bei Geschöpfen, welche sich in dreidimensionalen Medien bewegen, also am meisten auf eine vom Tastsinn der Füße unabhängige Orientierung angewiesen sind (Exner), ferner daß unter den Vögeln die besten Flieger die entwickeltsten Bogengänge haben, z. B. Waldschnepfe und Bekassine weit größere als Huhn und Hausgans (Laudenbach).

Beim Menschen ist jedenfalls die besprochene Labyrinthfunktion von relativ geringer Bedeutung, denn Taubstumme zeigen niemals die bei Vögeln beobachtete Desorientierung, obwohl etwa 68 pCt. derselben kein oder ein ganz defektes Labyrinth haben (Mygind). Zwar fehlt einem gewissen Prozentsatz derselben der Drehschwindel, auch der galvanische Schwindel, und manche zeigen unbedeutende Unbeholfenheit der Lokomotion (James, Kreidl u. A.), aber diese Defekte kommen auch bei vielen Normalen vor, und die Unbeholfenheit erklärt sich teilweise aus der Taubheit selbst und aus Erziehungsmängeln; sehr viele Taubstumme sind treffliche Tänzer, Turner etc. Vgl. auch die Bemerkungen S. 340 und 341.

Wenn die Schnecke alleiniges Hörorgan wäre, müßten Fische und Wirbellose überhaupt nicht hören, falls nicht bei letzteren noch unbekannte Hörorgane vorhanden sind. In der Tat fehlt es nicht an Versuchen, nach welchen den Fischen (Kreidl) und den Krustazeen (Beer) das Hörvermögen ganz abgesprochen wird. (Nach Zenneck hören Fische.)

Daß trotzdem die Bogengänge und Otolithensäcke, und beim Menschen sogar vorwiegend, Hörfunktionen haben, wird schon durch das ganz gewöhnliche Zusammenfallen ihres Defektes mit Taubstummheit wahrscheinlich; $1/5$ aller Taubstummen hat normale Schnecken, aber defekte Labyrinthe (Mygind). Ferner empfangen die Ampullen und der Utriculus ihre Nervenfasern nicht bloß vom N. vestibuli, sondern auch vom N. cochleae. Beide Nerven sollen nach ihrem Ursprunge sich wie zwei verschiedene Hirnnerven verhalten (Biehl). Ist der N. cochleae der eigentliche Hörnerv, so deuten seine Zweige zum Utrikularsystem auf Hörfunktion auch dieser Teile. Auch wird die Taubheit der schneckenlosen Tiere bestritten (Hensen). Daß man an Tierköpfen bei Schalleinwirkung Schwingungen der Perilymphe sehen kann (Deetjen), beweist freilich nichts für Hörfunktion. Daß bei manchen Fischen die Schwimmblase durch Knochen mit dem Ohr zusammenhängt, kann in sehr verschiedener Weise gedeutet werden; Genaueres in dieser Beziehung ist nicht bekannt.

Die Vereinigung zweier anscheinend so verschiedener Funktionen in demselben Organ erscheint befremdend. Vielleicht lassen sich aber beide auf ein gemeinsames Prinzip zurückführen, nämlich auf die Wahrnehmung relativer Bewegungen kleiner Teile im Innern gegen ihre Umgebung, mögen nun die Bewegungen transmissorisch, rotatorisch oder wie beim Schall oszillatorisch sein.

3. Die Nervenerregung beim Hören.

Als unzweifelhaft kann angesehen werden, daß das Labyrinthwasser und mit ihm seine häutigen Einschlüsse samt den auf ihnen befindlichen Apparaten und Nervenendigungen beim Hören in Schwingungen versetzt werden, und daß diese Schwingungen die Hörnervenendigungen erregen. Beim Hören durch Knochenleitung werden die Schwingungen vom Schädel, beim gewöhnlichen Hören durch die Membran des ovalen und vielleicht auch (S. 357) durch die des runden Fensters erregt. Daß alle Teile des Ohres stets in gleicher Schwingungsphase begriffen sind, also in toto hin- und herschwingen, ist schon oben bemerkt. Ueber die Richtung der Schwingungen, namentlich in den verzweigten Kanalteilen, läßt sich nichts Sicheres angeben.

Versuche über die Zuleitung von Schallschwingungen zu in Wasser versenkten schwingungsfähigen Körpern (Dennert, Kayser u. A.) haben noch nicht zu physiologisch verwertbaren Ergebnissen geführt.

Der Umstand, daß das akustische Nervenepithel teils mit Haaren

versehen ist, welche in die schwingende Endolymphe hinausragen, teils mit in dieser suspendierten harten Körpern in Berührung ist, hat die Hypothese begünstigt, daß die Erregung des Hörnerven direkt auf mechanische Weise durch die Schwingungen geschehe, etwa wie beim mechanischen Tetanisieren eines Nerven. Indes ist diese Erklärung mit Vorsicht aufzunehmen, weil erstens haartragende Nervenepithelien auch bei anderen Sinnesorganen vorkommen, zweitens die Intensität der Bewegung im Labyrinth verschwindend klein ist gegen diejenigen Intensitäten, welche sonst zur mechanischen Nervenerregung nötig sind; man müßte also mindestens eine besondere Empfindlichkeit der akustischen Nervenenden annehmen, was nicht mehr befriedigt, als das Geständnis, daß die Erregung durch Schall noch ebenso unverständlich ist, wie die der Netzhaut durch Licht. Zu beachten ist auch, daß einem Teile der haartragenden Epithelien ganz andere Funktionen (s. oben) zugeschrieben werden.

Die Angabe, daß Schall auch nach Exstirpation des Gehörorgans wahrgenommen werden könne (angeblich durch Erregung des Akustikusstumpfes, R. Ewald; Fano & Masini), wird teils bestritten (Bernstein & Matte), teils auf taktile Erregung von Hautnerven durch Schallschwingungen zurückgeführt (Hermann & Strehl).

Von anderen Akustikus-Erregungen als durch Schall ist nur über elektrische Einiges bekannt. Leitet man einen starken Strom durch das Ohr, so entsteht beim Schließen oder Oeffnen, je nachdem die Kathode oder die Anode im Gehörgang steckt, ein Klingen, welches etwas nachdauert; zugleich treten Geräusche auf; jedoch ist unbekannt, ob der Nerv selbst oder nur gewisse Endorgane gereizt werden (Brenner, Schwartze). Da das Klingen mit dem Eigenton des Ohres übereinstimmt, so könnte man annehmen, daß es nur auf elektrotonischer Steigerung der Erregbarkeit beruht (Kiesselbach).

V. Die Schallwahrnehmung.

Die Gehörempfindungen kann man in unmusikalische oder Geräusche und in musikalische oder Klänge einteilen; die einfachste Art der letzeren (65) sind die Töne. An den Geräuschen und Klängen unterscheiden wir die Intensität und den Charakter, an den Klängen außerdem die Tonhöhe; jedoch lassen auch Geräusche unter Umständen eine Tonhöhe wahrnehmen (s. unten S. 367).

1. Die Wahrnehmung der Intensität.

Man nimmt gewöhnlich an (ohne ganz strengen Beweis), daß für das Hören die Energie der Schallschwingungen maßgebend sei, welche man

daher auch als Schallintensität bezeichnet (57). Nach einigen nicht unbestrittenen Versuchen über das Geräusch beim Auffallen eines kleinen Gewichtes würde vielmehr die Größe der Bewegung, d. h. das Produkt aus Masse und Geschwindigkeit, für die Empfindung in Betracht kommen.

Meist hat man die Bedingungen aufgesucht, unter welchen zwei Schalleindrücke gleich stark erscheinen. Nach dem Entfernungsgesetz (54) müßte ein Schall, um in doppelter Entfernung gleich stark zu erscheinen, 4mal so stark sein. Ferner müßte der Fall eines Gewichts p von der Höhe h, wenn es auf die Energie ankäme, immer gleich stark klingen, wenn das Produkt ph unverändert bleibt. Beides bestätigte sich meist nicht, z. B. ist der Eindruck beim Fall nach mehreren Autoren nicht ph, sondern $ph^{0,54}$ (Schafhäutl, Vierordt) oder $ph^{0,63}$ (Oberbeck) proportional ($ph^{0,5}$ würde besagen, daß es auf die Größe der Bewegung, s. oben, ankommt). Da aber einzelne Autoren die Proportionalität mit ph bestätigt finden, und gegen die Versuche, namentlich die den Einfluß der Entfernung betreffenden, Einwände möglich sind, erscheint die Abhängigkeit von der Energie nicht widerlegt.

Die Reizschwelle des Schalles in Bezug auf Intensität wird meist durch die Entfernung gemessen, in welcher Geräusche, z. B. eine tickende Uhr, gewisse Sprachlaute gehört werden, genauer mit ausklingenden Stimmgabeln oder mit einem Telephon, dessen Ströme bis zur Hörgrenze geschwächt werden.

Bezeichnet s die Reizschwelle eines Normalen, s' diejenige einer beliebigen Person, so kann man den Wert s/s' die Hörschärfe der letzteren nennen. Sie nimmt mit zunehmendem Alter ab; besonders für hohe Töne (Galtonpfeife, S. 366) liegt die Reizschwelle im Alter höher (F. Bezold, Zwaardemaker).

Die Angaben über die Reizschwelle sind, wegen der Verschiedenheit der Ermittlungsweise und der verwendeten Quantitätsgröße, wenig mit einander vergleichbar, zumal da es auch auf die Dauer der Einwirkung ankommt. Für mittlere Tonhöhen (etwa c^3) geben Zwaardemaker & Quix die kleinste noch wahrnehmbare Energie zu $3{,}6 \cdot 10^{-8}$ Ergs an (1 Erg $= {}^1/_{981} \cdot 10^4$ mg-mm $= {}^1/_{418} \cdot 10^{-8}$ Kal.), also zu $8{,}6 \cdot 10^{-19}$ Kal.; Wien dagegen zu $4{,}2 \cdot 10^{-17}$ Kal. Nach Lord Rayleigh kann Schall noch wahrgenommen werden, dessen Energie gleich der des Lichtes einer Normalkerze in 3000 m Entfernung ist (oder $7 \cdot 10^{-9}$ einer Normalkerze in Sehweite); später fand er noch viel kleinere Werte. Das Ohr kann also mit dem Auge an Feinheit des Empfindungsvermögens mindestens wetteifern. — Für die tiefsten Töne liegt die Schallschwelle über eine Million mal höher als für die mittleren (Wien); nach Zwaardemaker & Quix steigt sie von obigem Werte sowohl für tiefe als auch für hohe Töne (für c auf das $8\,^1/_2$fache, für g^5 auf das 3fache).

Von den Sprachlauten ist Sch und S am weitesten hörbar, dann folgen G, F, K, T, B; am wenigsten weit U und R ling. (O. Wolf). Das Flüstern ist für jugendliche Ohren über 16 m weit hörbar (v. Bezold).

Intensitätsunterschiede müssen, um gleich gut erkannt zu wer-

den, annähernd der absoluten Intensität proportional sein (E. H. Weber, Wien u. A.); auch hier gilt also das psychophysische Gesetz (S. 330 f.).

2. Die Wahrnehmung der Tonhöhe.

a. Die Tonempfindung und ihre Grenzen.

Die Empfindung der Tonhöhe hängt von der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit ab, die Höhe nimmt mit der Zahl zu. Die absolute Höhe der Schwingungszahl wird viel weniger sicher erkannt als gewisse Höhenbeziehungen, welche Verhältnissen der Schwingungszahlen entsprechen, z. B. das Oktavenverhältnis.

Vorrichtungen, welche Töne durch zählbare Stöße hervorbringen, nennt man Sirenen. Bei der gewöhnlichen Sirene (Cagniard la Tour) rotiert eine mit einem Löcherkranz versehene Scheibe so über einer zweiten von gleicher Löcherzahl, daß alle Löcher sich abwechselnd öffnen und decken; die feste Scheibe verschließt den Windkasten, so daß die Luft periodisch herausstürzt, und vermöge schiefer Bohrung der Löcher die Rotation selbst unterhält. Die Schwingungszahl ist das Produkt aus der Löcherzahl und der (an einem Zähler ablesbaren) Umdrehungszahl. Die Scheiben können auch mehrere Löcherreihen haben, die man mittels Schiebers nach Belieben spielen lassen kann, wodurch Kombination mehrerer Töne möglich wird (Dove), noch vollkommener, wenn man zwei Sirenen von mehreren Löcherreihen so kuppelt, daß beide Scheiben dieselbe Axe haben (Doppelsirene von Helmholtz). Einfachere Sirenen sind Löcherscheiben, gegen welche mit einem Rohr geblasen wird (Seebeck), Zahnräder, an welchen ein Papierblatt streift (Savart). — Beseitigt man die Eisenplatte eines Telephons, und läßt man vor der Polfläche eine mit Ausschnitten versehene Eisenscheibe rotieren, so entsteht im Telephon ein Ton durch die rythmischen Induktionsströme. Apparate dieser Art, welche sich vielfach modifizieren lassen, kann man als elektrische Sirenen bezeichnen. Sie gestatten Töne zu mischen, indem man mehrere Scheiben auf gleicher Axe vor demselben Telephon rotieren läßt. — Die Wellensirene von R. König ist dazu bestimmt, Luftbewegungen von ganz bestimmtem zeitlichen Verlauf periodisch hervorzubringen: die Kurve des Vorgangs, z. B. eine Sinuskurve oder eine Kombination solcher Kurven mit bestimmten Phasenverhältnissen (**66**), oder eine Vokalkurve (S. 205), wird in Blech ausgeschnitten, und bewegt sich schnell vor einem der Ordinatenrichtung entsprechenden Spalt vorbei, aus welchem der Wind kommt und welchen das Blech teilweise deckt. Das Instrument leidet aber an Mängeln durch entstehende Wirbel. Der Phonograph (S. 206) kann, in Bezug auf die Umsetzung der eingegrabenen Kurve in Schall, als eine vorzügliche Wellensirene bezeichnet werden.

Der tiefste wahrnehmbare Ton liegt nach den besten Angaben (Helmholtz u. A.) bei 22 (Fis_2) bis 28 (Ais_2) Schwingungen p. sek; tiefere Angaben beruhen auf Täuschungen durch Obertöne. Die obere Grenze liegt meist etwas über 16 000 (c^7); doch gehen die Angaben für jugendliche Personen bis 45 000 (fis^8). Manche können so hohe Töne

wie das Zirpen der Heimchen, die hohen Partialtöne der Zischlaute, nicht mehr hören. Die Hörfähigkeit erstreckt sich hiernach auf mindestens 9 und höchstens 11 Oktaven.

Zur Hervorbringung der tiefsten Töne eignen sich breite, lange, am Ende belastete Metalllamellen, für die höchsten sehr kurze Stimmgabeln, oder Stahlstäbe, die, an der Stirnseite angeschlagen, longitudinal schwingen, oder ein sehr kurzes verstellbares Pfeifchen (Galton, Edelmann). Ueber Akkommodation an hohe Töne s. S. 356. Mit zunehmendem Alter nimmt das Wahrnehmungsvermögen für die höchsten und tiefsten Töne ab (Zwaardemaker, v. Bezold).

Zur sicheren Wahrnehmung der Tonhöhe müssen mindestens 16—20 Schwingungen auf das Ohr wirken (Exner, Auerbach). Aber auch bei weniger als 16 Schwingungen, ja bis zu 2 herab, ist die Tonhöhe noch, wenn auch immer ungenauer, erkennbar (W. Kohlrausch); von der 4. Oktave ab steigt die erforderliche Zahl (auf 4 für g^4, 10 für a^5, Abraham & Brühl).

Ferner dürfen die Oszillationen unterbrochen sein, ja es genügen schon 2 derselben, um aus ihrem Zeitabstande die Tonhöhe bestimmt zu erkennen, wenn nur diese Stoßpaare genügend häufig nach einander einwirken (Savart, Pfaundler, W. Kohlrausch).

Der letztere Versuch kann so ausgeführt werden, daß an einem rotierenden Zahnrade, dessen Zähne durch Stoß gegen ein Kartenblatt Töne hervorbringen, die Zähne bis auf 2 benachbarte entfernt werden (Savart), oder durch Anblasen einer Lochsirene mit zwei Röhren zugleich (Pfaundler), oder durch Hinüberfahren mit den Nägeln zweier Finger über geripptes Papier (W. Kohlrausch). In den letzteren Fällen hört man neben dem Ton der Sirene resp. der Papierleistchen noch einen besonderen Ton, der vom Abstande der beiden Röhren oder Fingernägel abhängt. Fig. 138 *A* verdeutlicht dies, indem die Reihe . . . den einen, . . , den zweiten Ton darstellt; man hört dann noch einen dritten, vom Abstand ., abhängigen Ton. Auf demselben Prinzip der Wiederholung von je zwei äquidistanten Impulsen beruhen auch die sog. Reflexionstöne (Baumgarten), welche z. B. entstehen, wenn das Geräusch eines Wasserfalles durch eine nahe Wand reflektiert wird, so daß jedem Stoße ein reflektierter in konstant bleibendem Zeitabstand nachfolgt; in Fig. 138 *B* sind mit . die Stöße des ursprünglichen, mit , die des reflektierten Geräusches bezeichnet; der Reflexionston ist der dem Abstande .. entsprechende.

A

B

Fig. 138.

b. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede hängt mehr als alles Andere von Anlage und Uebung ab. Sie ist schärfer für die Unreinheit von Intervallen als für die Differenz benachbarter Töne (Preyer). So konnte in einem Falle noch unterschieden werden der Ton 503 von 500 ($^1/_{21}$ Ton), dagegen 500.4 von 500.5 bei Vergleichung mit der Oktave

1001 ($^1/_{620}$ Ton). Geübte Musiker sollen noch die Töne 1000 und 1001 ($^1/_{128}$ Ton) unterscheiden können (E. H. Weber). Wenn dieselbe Grenze (z. B. $^1/_{128}$ Ton) für alle Höhenlagen gilt (was sehr streitig ist), so würde dies bedeuten, daß die noch wahrnehmbaren Differenzen der Schwingungszahlen diesen selbst proportional sind, also etwas dem Weber'schen Gesetz (S. 330) Analoges. Sehr allmähliche Höhenänderungen können einen ganzen Ton erreichen, ohne bemerkt zu werden (Scripture, vgl. S. 332).

3. Die Wahrnehmung der Klangfarbe und des Geräuschcharakters.

Die Erkennung der Klangfarbe, z. B. der Instrumentart, welche eine Note hervorgebracht hat, geschieht mit großer Vollkommenheit: das Ohr erkennt also sehr genau den zeitlichen Verlauf der Schwingung (66). Ueber den wahrscheinlichen Modus s. unten.

Auch die Geräusche sind großenteils periodische, also klangartige Erscheinungen, aber von nicht musikalischem Charakter, indem die Höhenempfindung zurücktritt. Daß aber eine bestimmte Höhe vorhanden ist, erkennt man, wenn man verschiedene gleichartige Geräusche hintereinander hervorbringt, z. B. mehrere ungleiche Holzstücke nacheinander hinwirft, oder mehrere Pappfutterale nach einander plötzlich (mit Knall) öffnet; mit Geräuschen solcher Art kann man Musik machen (Holz- und Strohinstrument). Viele Geräusche haben vokalartigen Charakter, der sich in ihrer Benennung ausspricht (Knattern, Knittern, Klirren, Schmettern, Donnern, Summen); für andere ist der gröbere zeitliche Verlauf charakteristisch, z. B. für den Knall rasche Intensitätsabnahme, für die R-Laute langsame Intermission. Zur feineren Unterscheidung für Geräusche werden vermutlich dieselben Mittel dienen wie für die der Klänge; gröbere Eigenschaften, z. B. die letzterwähnten, können wohl auch mit den elementarsten Hörapparaten durch den Zeitsinn wahrgenommen werden.

4. Die Erscheinungen bei gleichzeitigem Erklingen mehrerer Töne.

Aus einem Gemisch zahlreicher Töne, Klänge und Geräusche können einzelne Bestandteile herausgehört werden. So versteht man selbst im größten Straßenlärm die Stimme eines Sprechenden, kann einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen, und einzelne Partialtöne eines Klanges heraushören, besonders wenn man sie sich vorher am Klavier angegeben hat. Dies Heraushören ist sehr bemerkenswert, da alle gleich-

zeitigen Schallbestandteile gemischt, d. h. in ihren Ordinaten algebraisch zusammengesetzt, schon in der Luft zugeführt werden, und das Trommelfell nur der gemischten Schwingung folgen kann. Zwei Töne, welche nahezu in harmonischem Verhältnis stehen, sind schwer zu sondern (R. SCHULZE).

Werden zwei in der Höhe nicht sehr verschiedene Töne gleichzeitig angegeben, so daß die Schwingungen abwechselnd mit Berg und Berg, und mit Berg und Tal koinzidieren, so entsteht nur Eine, aber periodisch an- und abschwellende Gehörempfindung: die Schwebungen oder Stöße. Ihre Zahl in der Sekunde ist $m—n$, wenn m und n die Schwingungszahlen beider Töne sind.

Schwebungen entstehen auch dann, wenn jeder Ton nur auf Ein Ohr wirkt (DOVE u. A.). Einige erklären dies aus zerebraler Interferenz beider Akustikus-Erregungen (SCRIPTURE, WUNDT, EWALD), was jedoch voraussetzen würde, daß die Erregung einer Hörnervenfaser im Tempo des Schalles selbst erfolgt, eine Vorstellung, welche sehr große Schwierigkeiten hat. Viel wahrscheinlicher ist es, daß der Schall, welcher auf ein Ohr wirkt, auch dem andern durch Knochenleitung zugeführt wird (SCHÄFER, BERNSTEIN u. A.); vgl. auch S. 350. Auch die sofort zu erwähnenden TARTINIschen Töne treten bei diotischer Zuleitung der Primärtöne auf (HERMANN).

Liegen die beiden Schwingungszahlen m und n etwas weiter auseinander, sodaß ihre Differenz größer als 32 ist, so hört man neben beiden primären Tönen einen neuen Ton von der Schwingungszahl $m—n$, den Interferenzton (TARTINI'schen oder SORGE'schen Ton). Es liegt nahe, diese Töne daraus zu erklären, daß die Schwebungen sich bei genügender Frequenz zu einem Ton vereinigen (TH. YOUNG). Indessen hört man bei hohen Primärtönen neben dem tiefen Interferenzton deutlich noch die Schwebungen. S. auch unten S. 371.

Wird ferner irgend ein Schall n mal in der Sekunde unterbrochen, so hört man einen Ton von der Schwingungszahl n. Diese Unterbrechungstöne (KÖNIG u. A.) entstehen z. B., wenn man zwischen einer Stimmgabel und einem Hörschlauch eine Löcherscheibe rotieren läßt, oder einen Wechselstrom, welcher in einem Telephon einen Ton hervorbringt, rythmisch unterbricht. Auch bloße rythmische Intensitätsschwankungen bewirken einen Ton (Variationston, DVORAK), ebenso auch rythmische Phasenwechsel, mittels einer Zahnradsirene mit periodisch versetzten Zähnen (Phasenwechseltöne, HERMANN).

Ein Interferenzton kann seinerseits mit einem andern Ton oder Interferenzton nicht nur schweben, sondern auch einen sekundären Interferenzton geben. Ferner können auch die Obertöne eines Klanges mit anderen Tönen oder Obertönen Schwebungen und Interferenztöne liefern. Dabei kann u. A. auch ein Summationston von

der Zahl $m + n$ entstehen, wenn m und n die Schwingungszahlen der beiden Klänge sind. Ist z. B. $m = 3r$, $n = 2r$, so geben der dritte Partialton des ersten ($3m = 9r$) und der zweite Partialton des zweiten ($2n = 4r$) als Interferenzton $5r = m + n$.

5. Theorien der Ton- und Klangwahrnehmung.

a. Die einfache Tonempfindung.

Die scheinbar einfachste Annahme, daß der Hörnerv durch jede Tonhöhe, jede Klangfarbe, jedes Geräusch in besonderer Art erregt werde, widerspricht dem Prinzip der spezifischen Energien. Es ist daher unerläßlich, zunächst die Empfindung jeder Tonhöhe einer besonderen Hörnervenfaser zuzuschreiben. Hierfür spricht auch die zuweilen beobachtete partielle Taubheit für die tiefsten Töne (Baßtaubheit) oder für die höchsten.

Um aber zu erklären, wieso jeder Ton eine besondere Hörnervenfaser erregt, hat Helmholtz die sinnreiche Annahme gemacht, daß das Ohr eine kontinuierliche Reihe von Resonatoren (65) enthalte, deren jeder auf einen besonderen Ton abgestimmt und mit einer besonderen Akustikusfaser verbunden sei, deren spezifische Energie die entsprechende Tonempfindung sein würde.

Gewöhnlich verlegt man dies Resonatorensystem in die Schnecke, deren anatomischer Bau der Theorie günstig ist, da hier eine hinreichend große Zahl von Nervenfasern in geordneter Folge längs der Basilarmembran endigt. Freilich begegnet man großen Schwierigkeiten, wenn man versucht, Teilen der Schnecke die für einen Resonator erforderlichen Eigenschaften zuzuschreiben.

Daß die Schnecke das Organ für musikalisches Hören, wenn nicht gar (s. oben) ausschließliches Gehörorgan, ist (Duverney, Boerhave, Helmholtz), wird schon durch ihr Auftreten in den höheren Tierklassen wahrscheinlich. Ferner hat man bei Baßtaubheit Läsionen der obersten Schneckenwindung gesehen (Moos), während experimentelle Exstirpationen der untersten Hunde für hohe Töne taub machen sollen (Baginsky). Die zuerst als die Resonatoren angesehenen Corti'schen Bögen, deren Zahl (etwa 3000) mit der Anzahl der unterscheidbaren Tonstufen nicht grade in Widerspruch stehen würde, zeigen nicht die nach dem Vorstehenden zu erwartende Dimensionszunahme nach der Schneckenspitze hin. Man hat daher (Hensen) die Membrana basilaris selbst als ein Resonatorensystem angesehen, indem man annahm, daß sie nur in radialer Richtung stark gespannt sei, also etwa wie eine kontinuierliche Reihe radialer Saiten sich verhalte (Helmholtz). In der Tat werden ihre Radien (d. h. ihre Breite) nach der Spitze hin größer. Indessen sind die längsten nur etwa 0,5, die kürzesten 0,05 mm lang, und man kann sich kaum vorstellen, daß so kleine Gebilde, mag man auch die Belastung durch die Endolymphe berücksichtigen, Eigenschwingungszahlen bis zu 32 herab besitzen. — Vermutlich wird es unmöglich sein, die supponierten Resonatoren als elastisch

schwingende Gebilde anzusehen. Dagegen könnte man vielleicht eine Reihe nervöser Gebilde von verschiedener Eigenperiode annehmen (Hermann).

b. Die Wahrnehmung der Klangfarbe.

Der größte Vorzug der Helmholtz'schen Theorie liegt darin, daß sie die Unterscheidung der Klangfarben in eleganter Weise erklärt. Ein auf das Ohr einwirkender Klang muß offenbar die seinen Partialtönen entsprechenden Resonatoren in dem Verhältnis in Mitschwingung versetzen, in welchem erstere im Klange enthalten sind; das Ohr würde also die Klangkurve, wie durch eine Fourier'sche Reihe (**66**), in ihre harmonischen Komponenten zerlegen. Die Klangwahrnehmung besteht hiernach in einer Summe gleichzeitiger Tonempfindungen, ja man kann die einzelnen Partialtöne heraushören (S. 367), indem die Aufmerksamkeit sich auf ein einzelnes nervöses Element konzentriert.

Wenn dies richtig ist, so darf das Phasenverhältnis der Partialtöne eines Klanges, obwohl es auf die Klangkurve sehr großen Einfluß hat (**66**), für den akustischen Eindruck keine Bedeutung haben. In der Tat ist durch Versuche erwiesen, daß die Klangfarbe von den Phasenverhältnissen unabhängig ist (Helmholtz, Hermann, Lindig).

Den Einfluß der Phasen auf die Gestalt der Kurven zeigt schon Fig. 12, S. 38; in anderer Weise Fig. 139. Hier sind oben zwei einfache Schwingungen dargestellt, welche in etwas verstimmtem Oktavenverhältnis stehen, unten ihre resultierende Schwingung. Letztere zeigt wegen des immer sich ändernden Phasenverhältnisses beständige, aber periodisch wiederkehrende Formveränderungen. Wenn die Phasen Einfluß haben, muß sich der akustische Gesamteindruck beider Töne beständig ändern, nach der Helmholtz'schen Theorie nicht. Allerdings hört man bei solchen Versuchen ein schwebungsartiges Wechseln des Eindrucks (Thomson); dasselbe rührt aber davon her, daß der höhere Ton mit der im tieferen als Oberton enthaltenen Oktave wirkliche Schwebungen bildet (Hermann). Produziert man gleichzeitig zwei Töne mit einer elektrischen Sirene (vgl. S. 365), so kann man den einen gegen den anderen in der Phase beliebig verschieben; auf den Höreindruck ist dies ohne Einfluß (Lindig). Am sichersten läßt sich die Einflußlosigkeit der Phasen mit dem Edison'schen Phonographen (S. 206) nachweisen (Hermann): beim verkehrten Drehen des Zylinders ändert sich die Klangfarbe nicht, obwohl damit eine gänzliche Aenderung der Phasenverhältnisse verbunden ist. Auch geben Vokalkurven an der König'schen Wellensirene (S. 365) gleichen Klang, welches auch die Drehrichtung sei. Ebensowenig hat es Einfluß, ob am Phonographen vermöge der Verbindung zwischen Platte N und Läufer L die erstere bei den Vertiefungen sich hebt oder senkt, obwohl auch dies die Phasenverhält-

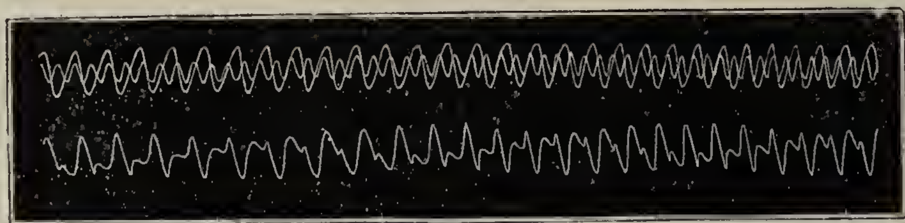


Fig. 139.

nisse beeinflußt. Versuche an der Wellensirene mit Kurven, welche aus in der Phase verschobenen Sinuskurven zusammengesetzt sind, sprechen zwar scheinbar für einen Einfluß der Phasen (König), lassen sich aber aus Nebenwirkungen der Sirene erklären (Hermann).

Erhebliche Schwierigkeit für die Resonatorentheorie bieten aber die S. 368 angeführten Interferenztöne (Tartini'schen Töne) und die verwandten Erscheinungen. Die Schwebungen sind mit der Theorie vereinbar, wenn man annimmt (Helmholtz), daß von den beiden, einander ziemlich nahen Tönen jeder auch den Resonator des anderen, oder beide einen zwischenliegenden ansprechen, welcher dann alternierend stärker und schwächer schwingen muß. Dagegen kann unmöglich ein Interferenzton einen Resonator erregen, denn die Zerlegung eines Gemisches zweier Töne kann immer nur diese, und nicht einen dritten objektiven Ton ergeben. Ebensowenig sind die Unterbrechungstöne durch die Resonatorentheorie erklärbar.

Die Schwierigkeit der Interferenztöne glaubte Helmholtz dadurch beseitigen zu können, daß bei der Einwirkung zweier sehr starker Töne auf einen Körper, dessen elastische Eigenschaften nach beiden Schwingungsrichtungen ungleich sind (z. B. das Trommelfell, das Hammer-Amboßsystem), nach der mathematischen Theorie objektive Schwingungen von den Frequenzen $m-n$ und $m+n$ entstehen können, welche also einen entsprechenden Resonator ansprechen würden. Diese Töne nannte er Kombinationstöne, den ersten Differenzton, den zweiten Summationston; die Tartinischen Töne sollten die objektiven Differenztöne sein, und auch Summationstöne wurden von Helmholtz gehört (von vielen Anderen nicht, abgesehen von den S. 368f. erwähnten Summationstönen anderer Art). Allein diese Deutung der Interferenztöne ist aus folgenden Gründen unhaltbar (Hermann): 1) sie treten auch bei sehr schwachen Primärtönen, z. B. verklingenden Stimmgabeln, auf; 2) sie sind nicht viel schwächer als die Primärtöne, während die mathematisch abgeleiteten Kombinationstöne ungemein viel schwächer als jene sein müßten; 3) auch Personen ohne Trommelfell und Gehörknöchelchen können Interferenztöne hören. Objektive Kombinationstöne, welche auf Resonatoren wirken, entstehen allerdings unter ganz bestimmten Umständen, z. B. wenn zwei Sirenen oder Zungen von einem gemeinsamen Windreservoir getrieben werden, haben aber mit den Interferenztönen nichts zu tun.

Daß periodische Unterbrechungen oder Intensitätsschwankungen eines Schalles als Ton vernommen werden, kann ebenfalls nicht durch Resonatoren erklärt werden; ebensowenig die S. 366 erwähnten Reflexionstöne, denn ein Resonator kann durch je zwei Impulse seines Eigentons nicht erregt werden, wenn dieselben in unregelmäßigen Intervallen folgen. Auf dem Prinzip der Unterbrechungstöne oder Phasenwechseltöne (S. 368) beruht offenbar auch das Hören der Vokalnoten (S. 206f.), da im Vokalklange der Grundton meist gar nicht vertreten ist. Auch die telephonische Uebertragung der Vokale zeigt, daß ihre Wahrnehmung nicht auf Zerlegung in Partialtöne beruhen kann; denn man kann dabei vermöge des Induktionsprinzips das Verhältnis der Partialtöne beliebig variieren, ohne daß der Vokalcharakter sich ändert (Hermann).

Man ist daher genötigt, die Annahme zu machen, daß das Gehör-

organ jede Rythmik (innerhalb gewisser Grenzen) als Ton zur Empfindung bringt (R. König), auch wenn der Rythmus auf einen Resonator nicht wirken kann. Wenn man, wie es zum Verständnis der Klangempfindung unentbehrlich scheint, resonatorenartige Apparate im Ohre annimmt, so ist man doch gezwungen, denselben noch andere Eigenschaften als den durch elastische Kräfte wirkenden Resonatoren beizulegen, für welche eine physikalische Formulierung vorläufig unmöglich ist. Es fehlt also noch an einem befriedigenden Verständnis des musikalischen Hörens.

Manche Erscheinungen würden sich darauf zurückführen lassen, daß der Gehörapparat äquidistante Prominenzen der einwirkenden Kurve gleichsam zählt und die Frequenz als Ton wahrnimmt (Radau, Voigt). Aber es gibt Klangkurven, welche in jeder Periode nur Einen Gipfel haben und doch aus vielen Partialkurven bestehen, deren entsprechende Töne herausgehört werden; auch die Einflußlosigkeit der Phasen läßt sich nur durch eine Resonatorentheorie erklären.

Zahlreiche an Stelle der Helmholtz'schen vorgeschlagene Theorien der Tonempfindung (Rutherford, Max Meyer, Ewald, ter Kuile u. A.) vermögen ebenfalls nicht allen Tatsachen gerecht zu werden, und können um so mehr hier unerörtert bleiben, als noch keine eine allgemeinere Zustimmung gefunden hat.

6. Die Konsonanz und die Dissonanz.

Mehrere gleichzeitige Töne geben je nach dem Verhältnis ihrer Schwingungszahlen einen konsonanten (wohlgefälligen) oder dissonanten Zusammenklang. Das Oktavenverhältnis (1:2) und die Duodezime (1:3) bilden die vollkommenste Konsonanz; dann folgen in der Richtung zur Dissonanz: Quint (2:3), Quart (3:4), große Sext (3:5), große Terz (4:5), kleine Sext (5:8), kleine Terz (5:6) u. s. w.

Diese schon im Altertum diskutierte Tatsache hat Helmholtz durch die Annahme erklärt, daß die Dissonanz auf Schwebungen der Töne oder Obertöne beruhe, welche bei einer gewissen Frequenz (etwa 33 p. sek) einen ähnlich unangenehmen Eindruck auf das Ohr machen, wie das Flackern eines Lichtes auf das Auge.

Um diese Theorie zu erläutern, stellt Fig. 140 die Schwingungszahlen der 8 ersten Partialtöne für die Tonleiter innerhalb einer Oktave dar; sollten sich alle Bedingungen der Dissonanz ergeben, so müßte die Figur auch die Interferenztöne darstellen, welche hier nicht berücksichtigt sind. Die Punkte haben einen der Schwingungszahl entsprechenden Horizontalabstand. Man erkennt, daß einzelne Partialtöne um so näher an solche der Prim heranrücken, je komplizierter das Intervall-Verhältnis. Die Zahl von 33 Schwebungen würde beim Grundklang *c* 128 schon durch die große Terz, beim Grundklang *c* 256 erst durch die große Sekunde und große Septime erreicht. Je tiefer das Intervall liegt, um so leichter wird es dissonant. Absolute Konsonanz besitzen nur Oktave, Duodezime, zweite Oktave etc., bei welchen nur Partialtöne der Prim sich wiederholen.

Wenn die HELMHOLTZ'sche Dissonanztheorie richtig wäre, dürfte bei einfachen Tönen von unharmonischem Intervall in den höheren Oktaven kein Dissonanzgefühl

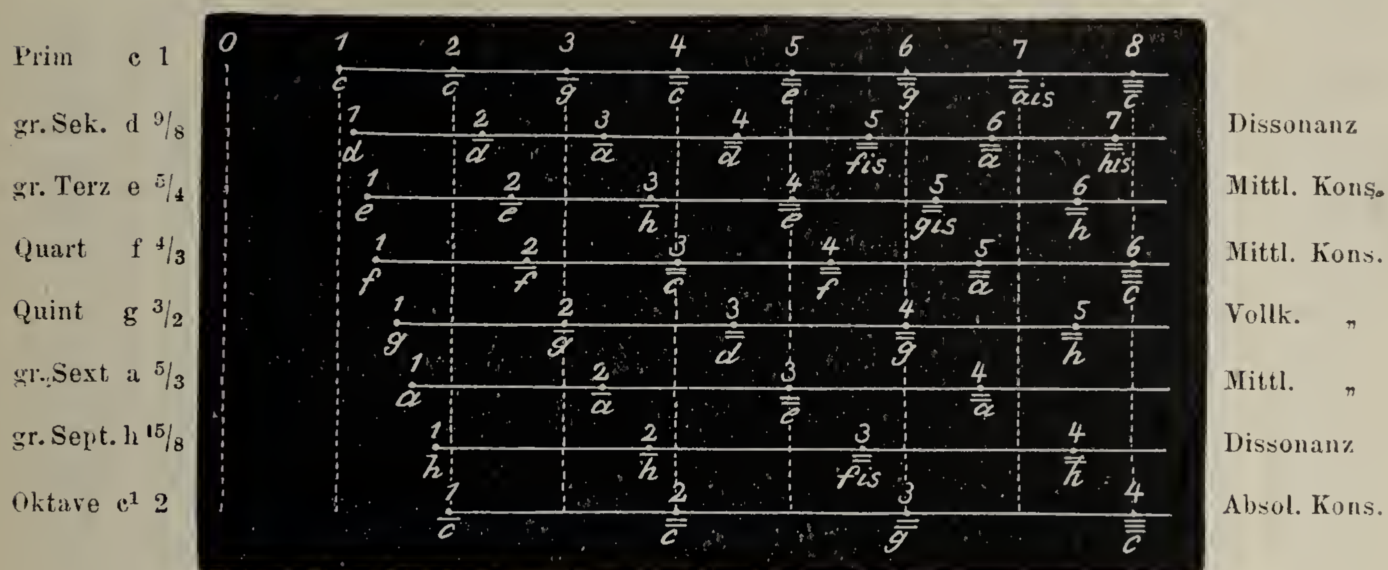


Fig. 140.

auftreten. Das wirkliche Verhalten in dieser Beziehung ist jedoch streitig, diese Theorie also nicht unanfechtbar.

Auf der Konsonanzlehre beruht die Theorie der Harmonie, der Akkordarten etc., auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Aber auch für die Melodie, d. h. die Aufeinanderfolge der Klänge, ist das Verhältnis der Partialtöne von Bedeutung; folgt auf einen Klang die Oktave, so wird die Aufmerksamkeit nicht durch neue Töne gefesselt, wohl aber bei Quint, Quart etc.

7. Das An- und Verklingen und die Ermüdung des Ohres.

Ein Schall, welcher dem Ohre nur sehr kurze Zeit durch einen Schlauch zugeleitet wird, wird nicht wahrgenommen: die Schallempfindung tritt also nicht augenblicklich ein, sondern erfordert eine Zeit, welche mit der Schwäche der Töne zunimmt und bei den schwächsten 1—2 Sekunden betragen kann (URBANTSCHITSCH). Diese Zeit des Anklingens ist nicht zu verwechseln mit der zur Erkennung der Tonhöhe nötigen (S. 366). Andrerseits klingt die Schallempfindung nicht augenblicklich mit dem objektiven Schall ab, sondern überdauert denselben eine kurze Zeit (HELMHOLTZ u. A.), so daß man z. B. bei kurzem Intervall zweier Töne keine Pause hört. Die Zeit des Abklingens beträgt

für tiefe Töne (c^1) 0,0395 sek (A. M. MEYER, spätere Versuche desselben 0,0209)
„ hohe „ (c^5) 0,0055 „ „ „ „ 0,0008)
„ Geräusche 0,016 „ (MACH)
„ „ 0,002 „ (EXNER).

Das Nachtönen kann ebenso gut auf unvollkommener Dämpfung der schwingenden Teile im Ohre wie auf Persistenz der nervösen Erregung

beruhen. Das Nachtönen bewirkt bei schnell auf einander folgenden Tönen (wie sie entstehen, wenn man den Abstand der Zähne am SAVART-schen Rade von Strecke zu Strecke wechseln läßt) eine Mischung derselben in Form eines Geräusches, analog der Farbenmischung auf dem Farbenkreisel. Sehr lang anhaltende Nachtöne, z. B. das „in den Ohren Klingen" eines Tones oder gar eines Musikstücks lange nach dem Aufhören gehören zu den psychischen Erscheinungen; ebenso andere Gehörhalluzinationen.

Bei anhaltender Einwirkung eines Tones nimmt der Eindruck bald an Intensität ab, oder schwindet ganz, offenbar durch Ermüdung des Hörnerven oder seiner Zentralorgane. Hält man z. B. vor beide Ohren zwei gleich tönende Stimmgabeln, und dreht die eine so um ihre Axe, daß ihr Ton durch Interferenz beider Zinken abwechselnd verschwindet und wieder auftritt, so hört man nicht etwa die andere kontinuierlich, sondern beide tönen abwechselnd, die nicht gedrehte nur während die andere nicht gehört werden kann (DOVE). Der kontinuierliche Ton wirkt also schwächer als der eben wiedererscheinende. Ferner wird ein hoher kontinuierlicher Pfeifenton bald unhörbar, aber nach kurzem Pausieren sogleich wieder hörbar (RAYLEIGH). Eine Stimmgabel, welche vor dem Ohr, auf das sie wirkte, nicht mehr gehört wird, kann am anderen unermüdeten Ohr noch gehört werden; erst nach 5—6 Sekunden hören beide Ohren den Ton wieder gleich gut; ein neuer Ton von anderer Höhe wird vom ermüdeten Ohr so gut gehört wie vom anderen, die Ermüdung erstreckt sich also nur auf die gehörte Tonhöhe (URBANTSCHITSCH).

Auf Ermüdung für die Obertöne beruht auch die Erscheinung, daß ein Klang leerer erscheint, wenn unmittelbar vorher Obertöne desselben stark angegeben worden sind (J. J. MÜLLER). Die Angabe, daß ein Stimmgabelton beim Ausklingen höher erscheint (BURTON), bedarf der Bestätigung.

8. Subjektive und entotische Gehörempfindungen.

Subjektive Gehörempfindungen nennt man solche, welche nicht auf wirklichen Schallschwingungen beruhen. Hierher wird das Ohrenklingen und Ohrensausen gerechnet: Töne und Geräusche, welche nach Einigen von Erregungen des Hörnerven durch unbekannte Einflüsse, namentlich bei krankhaft erhöhter Erregbarkeit, herrühren sollen; eine andere Auffassung s. unten. Die zuweilen beobachteten subjektiven musikalischen Töne sind höchstwahrscheinlich durch abnorme Erregung einzelner nervöser Elemente zu erklären, da in den betreffenden Fällen nicht selten zugleich Hyperästhesie gegen die entsprechenden ob-

jektiven Töne vorhanden ist (Moos u. A.): sie können in allen Oktaven (von c bis h⁴) liegen (STUMPF).

Von den subjektiven Gehörempfindungen sind die entotischen zu unterscheiden: objektive Wahrnehmungen, deren Ursache jedoch im Gehörorgan selbst liegt. Hierher gehören die brausenden Geräusche, welche bei Verschluß der Tube oder des äußeren Gehörganges auftreten, besonders stark, wenn an den Gehörgang ein hohler Körper angesetzt wird. Sie rühren wohl davon her, daß man jetzt besser als sonst durch Knochenleitung hört (S. 350), und daher die Muskelgeräusche, namentlich des Kopfes, die Reibungsgeräusche des Blutes in den Kopfgefäßen etc. wahrnimmt; jedoch werden sie auch auf Resonanz des abgeschlossenen Hohlraums zurückgeführt. Auch klopfende Geräusche, hervorgebracht durch das Pulsieren der Arterien im Gehörgang, oder das fortgeleitete ferner liegender Arterien, werden gehört, besonders wenn man mit dem Ohre auf einem harten Körper liegt. Möglicherweise gehört auch das Ohrenklingen (s. oben) zu den entotischen Tönen: seine Note wird zu h^3 bis c^4 angegeben, was zum Eigenton des Gehörganges stimmen würde (LUCAE). Ueber ein knackendes Geräusch s. S. 355.

9. Das Hören mit beiden Ohren und die Lokalisation des Schalles.

Der Nutzen zweier Ohren liegt nicht allein in der größeren Sicherung gegen völlige Taubheit und in gegenseitiger Ergänzung im Falle einseitiger Mängel, sondern auch in dem stärkeren Eindrucke diotischer Erregungen (THOMPSON u. A.), und ganz besonders in der Beihilfe zu der übrigens stets unsicheren Beurteilung der Richtung des Schalls, da meist das eine Ohr stärker getroffen wird. Die Sensibilität der Trommelfelle ist aber bei dem Richtungsurteil nicht beteiligt (MATSUMOTO). Ob eine unmittelbarere Richtungsempfindung, vielleicht durch die Orientierung der Bogengänge, stattfindet, ist nicht bekannt. Vorn und hinten wird sehr leicht verwechselt (v. KRIES). Es liegt in der Natur der Schallausbreitung, daß sie höchstens im freien Raum eine genaue Lokalisation zuläßt. Schall, welcher nicht durch das Trommelfell, sondern durch Knochenleitung zugeführt wird (z. B. unter Wasser bei luftfreien Gehörgängen), wird überhaupt nicht nach außen projiziert, sondern erscheint im Kopfe (E. H. WEBER). Die Entfernung der Schallquelle wird nur indirekt (nach der scheinbaren Stärke bei bekannter absoluter) beurteilt; daher die bekannte Art, herannahende und abziehende Musik auf dem Theater darzustellen.

Die reflektierenden Flächen beider Ohrmuscheln lassen sich auf zwei nach vorn konvergierende Ebenen reduzieren, und somit sind vier Schallquellenlagen unterscheidbar: Schall im vorderen Winkel trifft direkt beide Ohren, in den seitlichen nur eines und im hinteren keines (STEINHAUSER, S. P. THOMPSON). Nach LOBSIEN soll jedes Ohr einen Winkelbereich haben, in dem Schall auf die andere Seite verlegt wird.

Ein Schall, welcher beide Ohren ungleich stark trifft, wird im allgemeinen auf

die Seite des stärker erregten verlegt, wie der S. 374 angeführte DOVE'sche Versuch zeigt; so wird auch, wenn ein Ohr hyperästhetisch ist, der Schall auf dessen Seite verlegt (W. v. BEZOLD). Auch auf den Schädel gesetzte Stimmgabeln scheinen im näheren Ohr zu tönen; jedoch ist die Lokalisationsgrenze beider Ohren nicht genau median (URBANTSCHITSCH). Bei genau gleich starker Erregung beider Ohren durch zwei Telephone soll das Geräusch in der Medianebene seinen scheinbaren Sitz haben (TARCHANOFF), ebenso bei zwei unisonen Stimmgabeln (SCHÄFER). Einen sehr merkwürdigen und unerklärten Einfluß soll die Phase haben; bei gleich starker Erregung beider Ohren, aber mit entgegengesetzter Schwingungsphase (z. B. in den negativen Schwebungsphasen zweier fast unisoner Gabeln, oder bei zwei Telephonen mit entgegengesetzter Stromphase) soll der Schall jedesmal in den Hinterkopf verlegt erscheinen (THOMPSON).

Ueber die nervösen Beziehungen beider Ohren zu einander ist wenig bekannt. Ein Ton klingt stärker, wenn er beiden Ohren gleichzeitig zugeleitet wird, aber das Hören eines Ohres wird auch verstärkt, wenn das andere überhaupt durch irgend einen Schall gleichzeitig erregt wird (LE ROUX, URBANTSCHITSCH). Ueber diotische Schwebungen s. S. 368. Meist empfinden beide Ohren den gleichen Ton ungleich hoch (FESSEL, FECHNER), und pathologisch kann der Unterschied, welcher auf Verstimmung der Resonatoren zurückgeführt wird, vorübergehend sehr groß sein (v. WITTICH, BURNETT).

VI. Die Schutzorgane des Ohres.

In gewissem Sinne kann die Ohrmuschel, namentlich bei Tieren, wo sie äußerlich beweglich ist, als Schutzorgan für das Ohr betrachtet werden, da die Vorlagerung von Vorsprüngen (z. B. des Tragus beim Menschen) das Eindringen von Staub und kalter Luft in das Ohr erschwert. Fernere Schutzorgane des Ohres sind die steifen borstenähnlichen Haare (Vibrissae) des äußeren Gehörgangs und die Ohrenschmalzdrüsen, deren Sekret die Wand des Gehörgangs schlüpfrig erhält. — Das innere Ohr ist durch seine Lage im Innern des Felsenbeins sehr geschützt.

E. Der Gesichtssinn.

G e s c h i c h t l i c h e s (hauptsächlich nach HELMHOLTZ, physiol. Optik). Die D i o p t r i k d e s A u g e s wurde zuerst von KEPLER 1602 in ihren Grundzügen erkannt und dargestellt, nachdem schon PORTA, der Erfinder der Kamera obskura, das Auge mit letzterer verglichen hatte. Der Jesuitenpater SCHEINER (1609) stellte das verkehrte Netzhautbild an Tieraugen und 1625 auch am menschlichen Auge durch Bloßlegung der Netzhaut von hinten dar, und erfand den nach ihm benannten Versuch über Zerstreuungsbilder. HUYGHENS konstruierte 1695 ein künstliches Auge und demonstrierte an demselben die Wirkung der Brillengläser. Die Berechnung und experimentelle Bestimmung der Kardinalpunkte erfolgte, besonders nachdem GAUSS 1841 die Theorie derselben begründet hatte, hauptsächlich durch VOLKMANN 1836 und 1846, MOSER 1844 und LISTING 1845. HELMHOLTZ verlieh diesen Bestimmungen durch die Erfindung des Ophthalmometers 1855 eine festere Grundlage, und gab der Dioptrik des Auges durch

seine 1856—66 erschienene Physiologische Optik einen Abschluß. Den Astigmatismus bemerkte zuerst Young 1801, als allgemeineres Vorkommnis aber erst Donders und Knapp 1861. Die Dioptrik schief einfallender Strahlenbündel wurde erst 1874 in Angriff genommen. Die Lehre von der Reflexion im Auge und dem Augenleuchten wurde, nachdem Mariotte 1668, Prevost und Gruithuisen 1810 gezeigt hatten, daß das Leuchten der Augen nur von reflektiertem Licht herrührt, durch Cumming 1846 und Brücke 1847 begründet und durch Helmholtz's Erfindung des Augenspiegels 1851 zum Abschluß gebracht.

Die Notwendigkeit einer Akkommodation erkannte schon Kepler 1604, welcher auch die seit Anfang des 14. Jahrhunderts bekannte Wirkung der Brillengläser richtig erklärte. Scheiner bemerkte 1619 die mit der Akkommodation verbundene Pupillenverengerung. Der Mechanismus der Akkommodation wurde aber erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts allmählich aufgeklärt; die schon seit Descartes (1637) vielfach behauptete Formveränderung der Linse konnte Th. Young 1801 an sich selbst durch einen sinnreichen Versuch nachweisen; objektiv aber wurde sie erst durch die Spiegelbildchen 1849 von M. Langenbeck und 1851—53 von Cramer und Helmholtz erwiesen. Als Motor für die Akkommodation wurde der von Brücke 1846 entdeckte Ziliarmuskel erkannt, für dessen Wirkungsweise Helmholtz 1856 die jetzt herrschende Hypothese aufstellte, und dessen Innervation Hensen & Völckers 1868 ermittelten.

Den Nachweis, daß es nur eine positive Akkommodation gibt, und eine elegante numerische Bezeichnung der Akkommodationsgröße verdankt man Donders.

Die Netzhaut wurde als lichtwahrnehmendes Organ schon von Averroes († 1198) erkannt. Die Zurückführung des Sehaktes auf eine Reizung der Netzhaut durch das Licht wurde hauptsächlich durch Haller's Irritabilitätslehre (vgl. S. 124) und durch die Erfahrungen über Druckphosphene und elektrische Lichtempfindungen (Pfaff, Ritter, Volta 1794—1805, Purkinje 1819—1825), sowie durch J. Müller's Lehre von den spezifischen Energien (1826) angebahnt. Die Erkennung der lichtempfindlichen Schicht wurde, nachdem Mariotte schon 1668 den blinden Fleck entdeckt hatte, hauptsächlich durch H. Müller's Untersuchungen über die Netzhautstruktur 1855 begründet; schon 1851 hatte Helmholtz die Stäbchen- und Zapfenschicht durch Exklusion als den Ort der Erregung bezeichnet. Das Verständnis des Sehaktes wurde namentlich gefördert durch Volkmann's Vergleichungen zwischen der Größe der Empfindungskreise und der Netzhautelemente (1863), durch Aubert's & Förster's Gesichtsfeldmessungen (1857), durch M. Schultze's vergleichende Beobachtungen der Netzhautelemente 1866, durch Boll's Entdeckung des Sehpurpurs 1876 und durch die Entdeckung der Aktionsströme der Netzhaut (Holmgren 1871, Dewar & M'Kendrick 1874, Kühne & Steiner 1880).

Die Lehre vom Farbensehen datiert von Newton's Entdeckung der verschiedenen Brechbarkeit der Farben und der Zusammensetzung des weißen Lichtes 1657. Nachdem Huyghens 1690 die Undulationstheorie aufgestellt hatte, erkannte Euler 1746, daß der Unterschied der Farben in der Verschiedenheit der Schwingungsdauer und Wellenlänge begründet ist. Die Lehre von der Farbenmischung und den Grundfarben, welche auf den Erfahrungen der Maler beruht, wurde besonders durch Grassmann, Maxwell und Helmholtz 1852—56 wissenschaftlich begründet, und die von Young 1807 aufgestellte Theorie der Farbenempfindung, besonders durch Helmholtz, mit dem Prinzip der spezifischen Energie in Verbindung gebracht. Eine andere Theorie des Farbensehens wurde 1872 von Ewald Hering aufgestellt.

Die positiven und negativen Nachbilder wurden 1634 von Peiresc beschrieben, Newton berechnete aus ihnen die Dauer des Lichteindrucks. Der Farbenkreisel wird von Musschenbroek 1760 erwähnt, die stroboskopische Scheibe wurde von Plateau und von Stampfer 1832 erfunden. Die Kontrasterscheinungen erwähnt Leonardo da Vinci († 1519), die farbigen Schatten Otto von Guericke 1672, Buffon 1743 u. A. Die Irradiation, welche von den Alten erwähnt wird, erklärte schon Kepler 1604, in neuerer Zeit namentlich Volkmann, aus mangelhafter Akkommodation, während Descartes (1637) und später Plateau (1838) sie auf nervöse Ausstrahlung zurückzuführen versuchten. Zahlreiche subjektive Gesichtserscheinungen entdeckte Purkinje um 1820.

Die Bewegungen des Augapfels faßte zuerst J. Müller 1826 in der Hauptsache richtig auf; er entdeckte die sog. Raddrehung, war aber hinsichtlich der Lage des Drehpunktes im Irrtum, welche erst Donders & Doijer 1862 richtig bestimmten. Die Gesetze der Augendrehung wurden von Listing, Meissner, Donders und Helmholtz ergründet, und von letzterem 1863 auf das Prinzip der leichtesten Orientierung zurückgeführt.

Die Erklärung des Aufrechtsehens trotz der umgekehrten Netzhautbilder gab schon Kepler mittels des Projektionsgesetzes, welches Volkmann 1836 in die jetzt angenommene Gestalt brachte. Die Entfernungs- und Tiefenwahrnehmung wurde ebenfalls von Kepler ziemlich richtig aufgefaßt; genauere Theorieen datieren namentlich von der Erfindung des Spiegelstereoskops durch Wheatstone 1833 und des Linsenstereoskops durch Brewster 1843 und dem Dove'schen Momentanbeleuchtungsversuch 1841. In den damit innig zusammenhängenden Fragen des binokulären Doppelt- und Einfachsehens, des Horopters und des Wettstreites der Sehfelder stehen sich schon seit Jahrhunderten zwei Anschauungen gegenüber: diejenige der absoluten Identitätslehre, welche schon von Galen vertreten wird, welcher je zwei Sehfasern sich im Chiasma vereinigen läßt, und die Projektionslehre von Kepler. Die Horopterlehre wurde von Aguilonius 1612 begründet und namentlich von J. Müller 1826, Prevost 1843, Helmholtz 1862, Volkmann 1863 und Hering 1863 gefördert. Den stereoskopischen Glanz entdeckte Dove 1850.

Die Entwickelung der Lehre vom Sehen ist auch für allgemeinere Fragen über die Sinneswahrnehmung, besonders für den Streit zwischen der nativistischen und empiristischen Sinnestheorie von Bedeutung gewesen. Doch kann auf die Geschichte dieses Streites hier nicht eingegangen werden.

Allgemeines.

Die Perzeption des Lichtes geschieht durch die in der Netzhaut gelegenen Aufnahmeapparate des Sehnerven. Durch dieselben kann Intensität und Farbe (Wellenlänge) des Lichtes perzipiert werden, während für die Schwingungsrichtung (Polarisation) keine unmittelbare Wahrnehmung existiert (vgl. jedoch unten, Haidinger'sche Büschel).

Auf den niedersten Tierstufen beschränkt sich wahrscheinlich das Sehvermögen auf die Unterscheidung von Hell und Dunkel und von Farben; bei den höheren Tieren wird jedoch auch der Ort jedes leuchtenden Punktes in seiner Lage zum Auge wahrgenommen, und dadurch die

Unterscheidung der verschiedenen neben einander vorhandenen Helligkeiten und Farben, d. h. das Sehen von Gegenständen, ermöglicht. Hierzu ist nötig, daß jeder Punkt der Außenwelt sein Licht nur auf ein einziges Nervenelement wirken lassen kann; es müssen also zu den Aufnahmeapparaten noch optische Hilfsapparate hinzukommen. Bis jetzt sind drei Arten solcher bekannt: 1. In den facettierten Augen der Insekten und Krustazeen ist jedes nervöse Element am Grunde eines Krystallkegels angebracht, und alle Krystallkegel sind radial gruppiert und von einander optisch isoliert: jeder läßt also zu seinem Nervenelement nur das in der Richtung seiner Axe einfallende Licht zutreten, so daß ein musivisches Bild zu stande kommt, welches um so größer sein muß, je näher die Gegenstände (J. Müller); das so entstehende aufrechte Bild ist mikroskopisch nachweisbar (Exner). 2. Bei einigen Kephalopoden (Nautilus) kommen linsenlose Augen mit kleiner Oeffnung vor, welche verkehrte reelle Bilder nach dem Prinzip der Lochkamera geben könnten. 3. In den refraktorischen Augen der Wirbeltiere, Mollusken etc. wird durch Brechung in einem gemeinsamen dioptrischen Apparat das von einem äußeren Punkte ausgehende Lichtstrahlenbündel in einem Netzhautpunkte wieder vereinigt, d. h. ein reelles Bild der Gegenstände erzeugt wie in der Kamera obskura (Kepler, Scheiner).

Daß auch jedes Feld des Insektenauges von entfernteren Gegenständen ein reelles Bildchen liefert, welches man unter dem Mikroskope sehen kann, hat wahrscheinlich für das Sehen keine Bedeutung, denn es ist unwahrscheinlich, daß innerhalb einer Abteilung noch Bilddetails unterschieden werden können, und es wäre schwer begreiflich, wie ein Multiplum von Bildern desselben Objekts zu einer einheitlichen Wahrnehmung führen sollte. Die Entstehung der reellen Bildchen rührt nicht von gekrümmten Endflächen der Krystallkegel her, sondern vermutlich von konaxialen Verschiedenheiten des Brechungsindex; Gelatinezylinder, welche man in Wasser vom Mantel her quellen läßt, geben trotz ebener Grundfläche bei vertikalem Lichteinfall reelle Bilder (Exner). Für das Sehen sind die Bilder gewiß ebenso gleichgültig, wie die Spiegelbilder der Hornhaut für das Sehen des Menschen.

I. Die Abbildung der Gegenstände im Auge.

1. Die optischen Konstanten des Auges.

a. Die Schematisierung des optischen Apparates.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende: 1. die Hornhaut, 2. der Humor aqueus, 3. die Linse mit ihrer Kapsel, 4. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen vier trennende oder brechende Flächen: zwischen Luft und Hornhautsubstanz, zwischen Hornhaut und Humor aqueus u. s. w. Um nun den Gang eines auffallenden Strahles durch das Auge

bis zur Netzhaut zu verfolgen, muß man kennen: 1. die Brechungsindices sämtlicher Medien, 2. die Gestalten sämtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projektionsfläche (Netzhaut).

Die Linse ist kein einfaches brechendes Medium; ihre Konsistenz und ihr Brechungsvermögen werden von außen nach innen immer größer und die Flächen gleichen Brechungsvermögens nehmen nach innen an Krümmung zu. Das Schema Fig. 141, welches den Bau der Linse vereinfacht darstellt, zeigt, daß man dieselbe sich zusammengesetzt denken kann aus einer starken Konvexlinse *c* und zwei Konkavlinsen *a* und *b*. Letztere neutralisieren einen Teil der Wirkung von *c*, und zwar einen um so geringeren Teil, je kleiner ihr Brechungsindex ist. Dadurch, daß *a* und *b* einen kleineren Brechungsindex haben als *c*, ist also die Gesamtwirkung der Linse größer, als wenn sie denselben Index mit *c* hätten, d. h. die Linse homogen wäre und durchweg das hohe Brechungsvermögen des Kerns hätte. Für die Rechnungen am Auge denkt man sich an die Stelle der Linse eine homogene Linse von gleicher Brennweite und gleicher Gestalt gesetzt; man muß dann derselben einen Brechungsindex erteilen, den man den Totalindex der Linse nennt, und der nach dem oben Gesagten größer ist als der größte wirkliche Index der Linse (in ihrem Kern). Ueber den Nutzen der Linsenschichtung s. unten S. 401, 402.

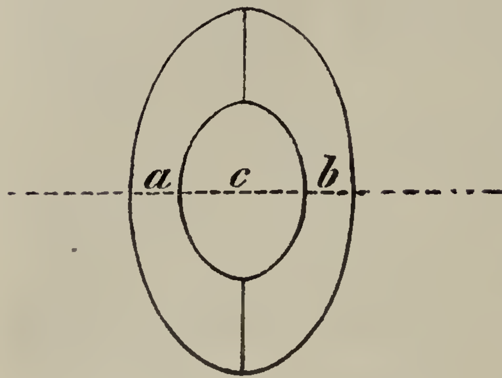


Fig. 141.

Das Problem der optischen Behandlung des Auges vereinfacht sich ferner dadurch bedeutend, daß die Hornhaut eine parallelwandige Platte ist, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Tränenflüssigkeit, hinten den Humor aqueus): ein solcher Körper kann aber bekanntlich, wie eine beiderseits von Luft begrenzte Glasplatte, eine Fensterscheibe, ein Uhrglas, dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Hornhaut ganz vernachlässigen, und so rechnen, als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Hornhautfläche, genauer der vorderen Grenze der Tränenschicht, reichte. Es bleiben demnach für das schematische Auge nur drei brechende Medien übrig, nämlich Humor aqueus, Linse und Glaskörper, somit drei brechende Flächen: vordere Hornhautfläche, vordere und hintere Linsenfläche. Diese drei Flächen

sind annähernd zentriert, d. h. ihre Krümmungsmittelpunkte liegen annähernd in einer graden Linie, der optischen Axe des Auges.

b. Die Bestimmungsmethoden für die Konstanten.

Die hauptsächlichsten Methoden zur Bestimmung der optischen Konstanten des Auges sind folgende:

1. Die Brechungsindices. a) Man füllt den Raum zwischen einer Linse und einer Glasplatte mit dem Augenmedium und bildet so eine Konkav- oder Konvexlinse aus dem letzteren, aus deren Brennweite und Gestalt sich der Index berechnen läßt. b) Man bringt das Medium in dünner Schicht zwischen die Hypotenusenflächen zweier Glasprismen und bestimmt durch Neigung des Systems den Winkel der totalen Reflexion (Abbe). Bei der Krystalllinse ergibt sich der Totalindex (s. oben), indem man ihre Brennweite, Dicke und Krümmungsradien experimentell bestimmt und hieraus mittels **92**, Gl. (24), S. 50, den Index der gleichwertigen homogenen Linse berechnet.

2. Die Krümmungsradien werden durch die Größe der Spiegelbilder gemessen; als Objekt dienen zwei Lichtpunkte, deren Entfernung von einander und von der spiegelnden Fläche bekannt ist.

Sind A und B (Fig. 142) die beiden Lichtpunkte (Flämmchen), so liefert z. B. die Hornhautfläche HH als Konvexspiegel die beiden virtuellen Bilder a, b. Die halbe Länge AB sei $= M$, die halbe Länge $ab = m$, ferner $-D$ und d die Abstände des Objektes und des Bildes vom Hornhautscheitel K, und r der gesuchte Radius; dann ist nach **83**, Gl. (9) und (11)

$$-\frac{1}{D}+\frac{1}{d}=\frac{2}{r}$$

und $$\frac{M}{m}=\frac{D}{d}.$$

Die Elimination von d ergibt

$$r=\frac{2\,mD}{M-m}.$$

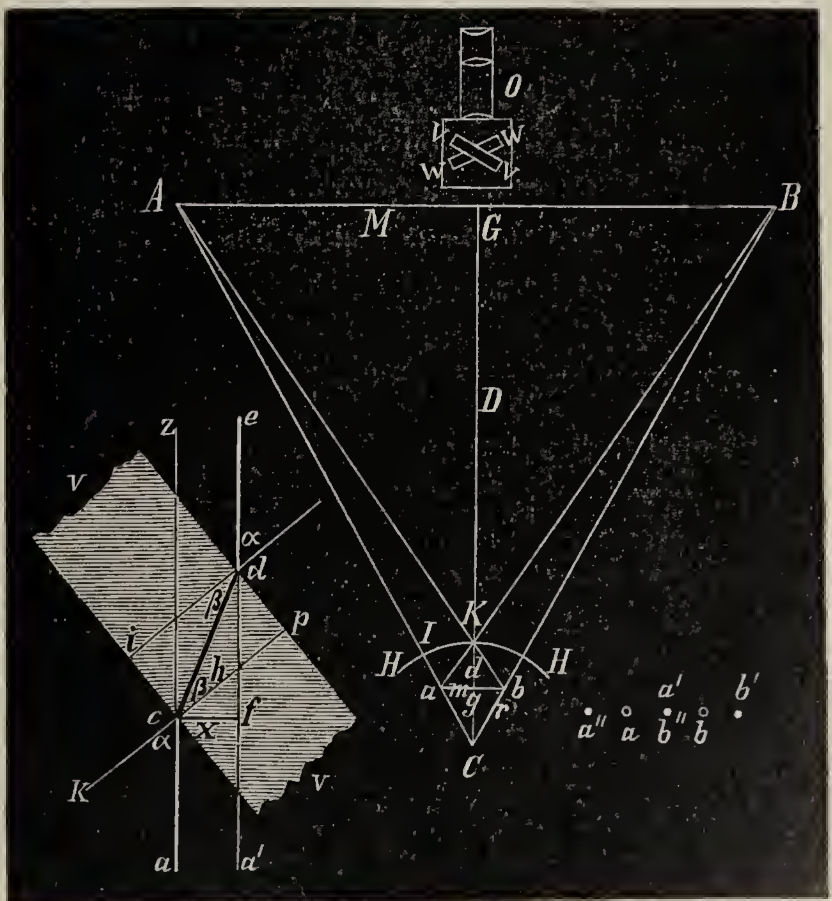


Fig. 142.

Die Längen D und $2\,M$ sind leicht direkt zu messen. Zur Messung des Bilderabstandes $ab = 2m$ dient das Helmholtz'sche Ophthalmometer, bei O skizziert.

Dasselbe ist ein Fernrohr, vor dessen Objektiv zwei Glasplatten vv und ww so

angebracht sind, daß jede eine Hälfte des Objektivs bedeckt. Stehen beide senkrecht zur Axe GK, so erscheint das Bild ab unverschoben. Werden aber beide Platten gedreht, so verschiebt jede das Bild, wie die Nebenfiguren verdeutlichen. Der axiale Strahl az wird durch zweimalige Brechung an der Platte vv in der Linie $acde$ fortgepflanzt, das Bild a erscheint also in a', d. h. um die Länge $cf = x$ verschoben. Ist die Dicke der Platte, $cp = h$, sowie ihr Brechungsverhältnis n bekannt, so läßt sich x für den Einfallswinkel $ack = a$ leicht berechnen. Setzt man den Brechungswinkel $pcd = cdi = \beta$, so ist Winkel $cdf = a - \beta$, also $x = cd . sin(a - \beta)$, ferner $cd = h/cos\,\beta$, also

$$x = \frac{h . sin(a - \beta)}{cos\,\beta}, \text{ worin } sin\,\beta = \frac{1}{n}\,sin\,a.$$

Werden nun beide Platten in entgegengesetztem Sinne grade so weit gedreht, daß die eine die Bilder ab nach $a'b'$, die andere nach $a''b''$ verschiebt, so daß a' und b'' zusammenfallen, so ist offenbar $ab = 2x$.

Steht die Linie AB horizontal, so müssen die Platten um eine (gemeinsame) vertikale Axe gedreht werden, und das gefundene r ist der Krümmungsradius im horizontalen Meridian. Steht dagegen AB vertikal und die Drehaxe der Platten horizontal, so mißt man die Krümmung im vertikalen Meridian. Meist findet man letztere stärker (den Radius kleiner) als erstere (Näheres hierüber s. unter 7d). Auch eine andere Abweichung von der Kugelgestalt findet man an der Hornhaut, wenn man das Auge des Beobachteten so drehen läßt, daß die Spiegelung nicht mit der Mitte der Hornhaut, sondern näher dem Rande erfolgt. Hier zeigt sich der Krümmungsradius merklich größer, d. h. die Krümmung geringer als in der Mitte: die Hornhautfläche ist also der Scheitelteil eines Rotationsellipsoids, wie es entsteht, wenn eine Ellipse um ihre große Axe (hier die Augenaxe) rotiert.

Für die beiden Linsenflächen ist die ophthalmometrische Messung am lebenden Auge mit Schwierigkeiten verbunden, und außerdem ist bei der Berechnung der Krümmungsradien aus den Bildern zu berücksichtigen, daß das gespiegelte Licht an der Hornhaut, resp. Hornhaut und vorderen Linsenfläche, Brechungen erleidet; auf die hier anzuwendenden Kunstgriffe und Messungen kann aber an dieser Stelle nicht eingegangen werden.

3. Die Flächendistanzen kann man an Durchschnitten gefrorener Augen messen. Am Lebenden mißt man die Distanz zwischen Hornhaut- und Linsenscheitel durch Bestimmung der parallaktischen Verschiebung eines Hornhautspiegelbildchens gegen das runde Pupillarfeld (Helmholtz), oder durch Einstellung eines sogen. Kornealmikroskopes einmal auf die mit etwas Kalomel bestreute Hornhaut und einmal auf den der Linse anliegenden Pupillenrand (Donders). Die Details dieser Methoden, bei denen auch die Brechung an der Hornhaut zu berücksichtigen ist, müssen hier übergangen werden; ebenso die noch komplizierteren Methoden für die Bestimmung der Lage des hinteren Linsenscheitels.

4. Die Zentrierung der drei Flächen wird geprüft, indem man die Lagen ihrer Zentra zur Gesichtslinie bestimmt, worauf erst unten bei

der Bestimmung der Lage der Gesichtslinie einzugehen ist: die Zentrierung ist nicht vollkommen.

c. Die Werte der Konstanten.

Die genauen Werte für die optischen Konstanten sind ziemlich variabel, und die Angaben der Autoren verschieden. Folgende Werte werden dem schematischen Auge gewöhnlich zu grunde gelegt:

Brechungsindices:	Humor aqueus	$^{103}/_{77}$
	Linse (Totalindex) . . .	$^{16}/_{11}$
	Glaskörper	$^{103}/_{77}$
Krümmungsradien:	Vordere Hornhautfläche .	8 mm
	Vordere Linsenfläche . .	10 „
	Hintere Linsenfläche . .	6 „
Distanzen:	Vordere Hornhaut- zu vord. Linsenfläche	3,6 mm
	Linsendicke	3,6 „
	Hinterer Linsenscheitel zur Netzhaut ca.	15 „

2. Die Kardinalpunkte des Auges und das reduzierte Auge.

Um für das zentrierte dreiflächige System des Auges die Kardinalpunkte (**89**) aufzusuchen, sind zunächst die Brennweiten jeder einzelnen Fläche zu ermitteln. Hierzu dienen die Gleichungen **76** (2) und (3). Man findet:

1. Vordere Hornhautfläche: $r = 8$ mm, $n = 1$, $n' = {}^{103}/_{77}$.
   Also $\sigma = -23{,}692$, $\sigma' = 31{,}692$ mm.
2. Vordere Linsenfläche: $r = 10$, $n = {}^{103}/_{77}$, $n' = {}^{16}/_{11}$.
   Also $\sigma = -114{,}444$, $\sigma' = 124{,}444$.
3. Hintere Linsenfläche: $r = -6$, $n = {}^{16}/_{11}$, $n' = {}^{103}/_{77}$.
   Also $\sigma = -74{,}667$, $\sigma' = 68{,}667$.

Am besten kombiniert man nun zunächst die Flächen 2. und 3. nach **86**, d. h. man sucht die Kardinalpunkte der von den Augenflüssigkeiten umgebenen Linse. Es ist hier (Alles in mm) $\sigma_1 = -114{,}444$, $\sigma_1' = 124{,}444$, $\sigma_2 = -74{,}667$, $\sigma_2' = 68{,}667$. Da der Abstand beider Linsenflächen $d = 3{,}6$, und nach Fig. 25 $d = \sigma_1' + \varDelta - \sigma_2$, so ist $\varDelta = -195{,}511$. Aus **87**, Gl. (20) ergeben sich die Lagen beider Hauptpunkte, bemessen nach den äußeren Brennpunkten beider Flächen, und zwar liegt der erste 2,1073 mm hinter der vorderen Linsenfläche, und der zweite 1,2644 mm vor der hinteren. Die beiden Brennweiten sind hier wegen des gleichen Index von Humor aqueus und Glaskörper einander gleich (**88**), und zwar nach (21) 43,707 mm.

Mit der Linse ist nun auf dieselbe Weise die Hornhautfläche zu kombinieren, und zwar ist hier $\sigma_1 = -23{,}692$, $\sigma_1' = 31{,}692$, $\sigma_2 = -43{,}707$, $\sigma_2' = 43{,}707$, und $\varDelta$ ergibt sich $= -69{,}6917$. Hieraus lassen sich die Lagen der beiden Hauptpunkte und Hauptbrennpunkte, sowie nach **91** auch der Knotenpunkte, für das ganze Auge leicht be-

rechnen. Der Uebersichtlichkeit wegen sind dieselben im Folgenden nach dem Hornhautscheitel bemessen, und zwar ist ihr Abstand von demselben (negatives Vorzeichen bedeutet Lage vor dem Hornhautscheitel):

1. **Hauptpunkt**	**1,940**	mm
2. **Hauptpunkt**	**2,356**	"
1. **Knotenpunkt**	**6,957**	"
2. **Knotenpunkt**	**7,373**	"
1. **Hauptbrennpunkt** . .	**—12,918**	"
2. **Hauptbrennpunkt** . . .	**22,231**	"

Also ist die Länge der **1. Hauptbrennweite** . . **14,858** mm
und die " " **2.** " . . **19,875** "

Die beiden Hauptbrennweiten müssen sich nach **88** wie $1 : {}^{103}/_{77}$ oder wie 77 : 103 verhalten, was auch zutrifft. Die beiden Hauptpunkte sind 0,416 mm von einander entfernt, ebenso die beiden Knotenpunkte. Fig. 143 stellt die angegebenen Lagen dar.

Vernachlässigt man die kleinen Abstände HH' und KK' (= 0,416 mm), so kann man die Wirkung des ganzen Auges auf diejenige einer einzigen sphärischen Fläche hh reduzieren, welche aus dem Mittelpunkte K mit dem Radius KH = 5,017 mm beschrieben ist, und deren Indices sich wie die Brennweiten, d. h. wie 77 : 103 verhalten; mit andern Worten: das reduzierte Auge besteht aus der Fläche hh, welche Luft von Glaskörper trennt.

Fig. 143.

Das Auge ist also ein kollektives System mit ungleicher vorderer und hinterer Brennweite. Die optische Kraft des Auges, nach der hinteren Brennweite bemessen, beträgt 50,8 Dioptrien (**93**).

Es gibt auch Methoden zur empirischen Bestimmung der Lage einzelner Kardinalpunkte, z. B. des Knotenpunktes; doch sind diese Methoden zu unsicher, um eine ganz genaue Kontrolle der berechneten Lagen zu gestatten.

3. Die Netzhautbilder.

Das verkehrte reelle Bild, welches das kollektive System des Auges von den äußeren Gegenständen entwirft, schwebt im Glaskörper, wenn derselbe sich weit genug nach hinten erstreckt. Da beim Sehen der Gegenstand stets um mehr als die doppelte vordere Brennweite entfernt ist, ist das Bild nach 82 stets verkleinert. Durch Einrichtungen, welche unten erörtert werden, ist dafür gesorgt, daß (innerhalb gewisser Grenzen) sich stets die Netzhaut am Orte des Bildes befindet.

Dies vorausgesetzt, läßt sich für jeden Objektpunkt einfach der Bildpunkt finden, indem man von jenem aus eine grade Linie durch den reduzierten Knotenpunkt *k* auf die Retina zieht. Solche Linien (z. B. *OB*, Fig. 143) nennt man Richtungslinien oder Sehstrahlen, und den reduzierten Knotenpunkt auch Kreuzungspunkt der Richtungslinien; den Winkel, den zwei Sehstrahlen mit einander bilden, nennt man den Sehwinkel. — Will man ermitteln, in welcher Richtung der zu einem Netzhautpunkte gehörige Objektpunkt liegt, so braucht man nur umgekehrt einen Sehstrahl vom Netzhautpunkt aus durch den Punkt *k* zu legen.

Liegt die Netzhaut nicht am Orte des Bildes, sondern hinter oder vor demselben, so durchschneidet sie den Kegel der gebrochenen Strahlen, im ersten Falle nach, im zweiten vor ihrer Vereinigung zum Bildpunkte; in beiden Fällen entsteht also auf der Retina statt des Bildpunktes ein sog. Zerstreuungskreis, d. h. eine kleine beleuchtete Kreisfläche, ein Durchschnitt des Strahlenkegels, und das Netzhautbild, welches sich statt aus Bildpunkten aus Zerstreuungskreisen zusammensetzt, ist undeutlich und verwaschen (Zerstreuungsbild). Die Zerstreuungsbilder sind um so undeutlicher, d. h. die Zerstreuungskreise um so größer, 1. je weiter die Netzhaut vom Bilde entfernt, 2. je größer der

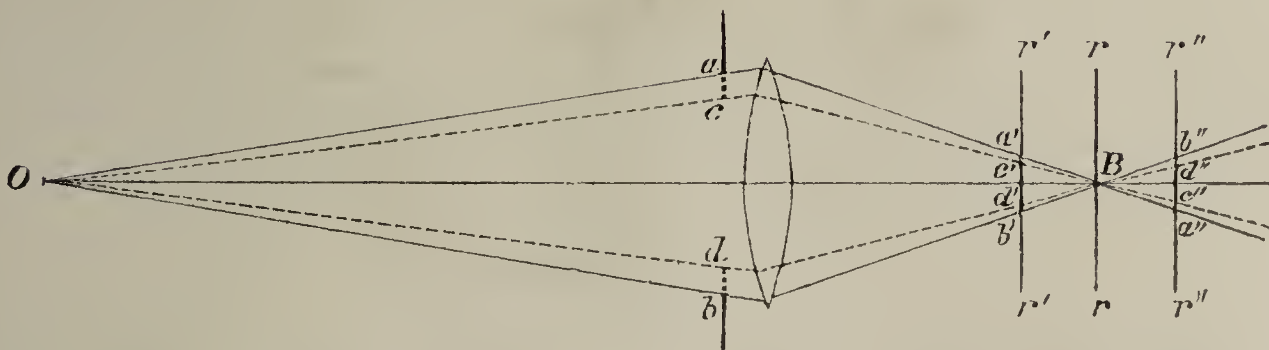


Fig. 144.

Umfang des Strahlenkegels, d. h. je weiter die Pupille ist, welche den Strahlenkegel begrenzt. Sieht man daher durch ein enges Loch in einem

dicht vor das Auge gehaltenen Kartenblatt, so werden die Zerstreuungsbilder deutlicher, wenn auch lichtschwächer. In Fig. 144 stellt ab eine weite, cd eine enge Pupille dar; B ist der Bildpunkt, rr die richtige, $r'r'$ und $r''r''$ unrichtige Lagen der Netzhaut, $a'b'$, $a''b''$ die Durchmesser der Zerstreuungskreise bei weiter, $c'd'$, $c''d''$ dieselben bei enger Pupille.

Ersetzt man die Pupille durch zwei feine Löcher in einem Kartenblatt (e und f, Fig. 145), so entsteht, wenn die Netzhaut rr am Orte des

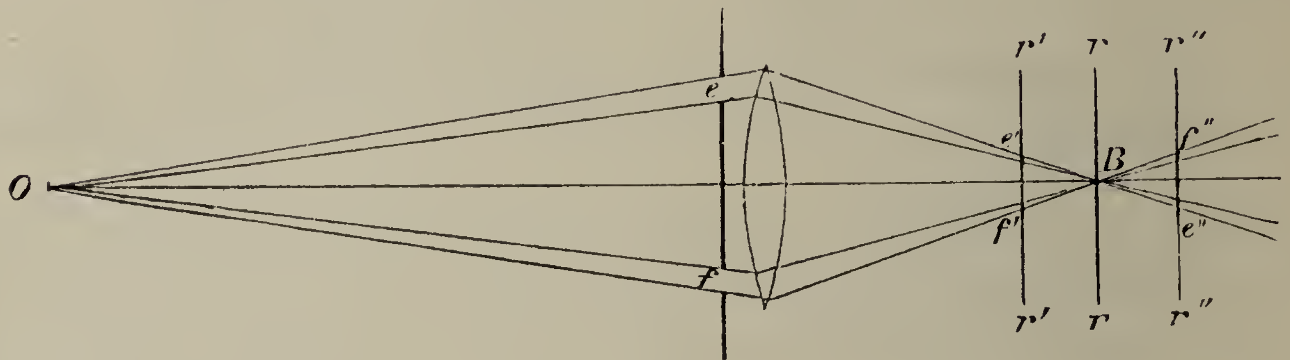


Fig. 145.

Bildpunktes B liegt, nur Ein scharfes Bild; liegt sie dagegen anders (in $r'r'$ oder $r''r''$), so entstehen zwei Zerstreuungskreise $e'f'$, resp. $e''f''$, der Gegenstand erscheint daher doppelt. Durch diesen Versuch (den SCHEINER'schen Versuch) läßt sich daher entscheiden, ob die Netzhaut mit dem Bilde zusammenfällt oder nicht.

Die Netzhautbilder kann man an ausgeschnittenen Augen albinotischer Kaninchen, und an allen Augen nach Abtragung des hinteren Teiles der Sklera und Chorioidea, endlich am lebenden Auge mit dem Augenspiegel (s. unten), beobachten.

Sind die Zerstreuungskreise größer als das Netzhautbild des Gegenstandes, so erscheint letzteres natürlich rund. Daher sehen z. B. sehr Kurzsichtige die Mondsichel als runde Scheibe. Zum Verständnis beschreibe man um jeden Punkt einer Sichel oder einer anderen Figur einen Kreis, welcher größer ist als die Figur.

Beim SCHEINER'schen Versuch entsteht, wenn mehr als 2 Löcher vorhanden sind, eine entsprechende Zahl von Zerstreuungsbildern. Hat der Ausschnitt im Kartenblatt eine andere Gestalt als die runde, so nehmen auch die Zerstreuungsfiguren jedes Objektpunktes diese Gestalt an; hierauf beruhen eine Anzahl Erscheinungen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

4. Die Akkommodation.

a. Bereich derselben und Grenzen des deutlichen Sehens. Emmetropie.

Wäre das Auge unveränderlich, so würden nur Gegenstände einer ganz bestimmten Entfernung, s, scharf gesehen werden: alles Uebrige müßte in Zerstreuungsbildern erscheinen. Jene Entfernung ergibt sich aus

76, Gl. (4), wenn man für σ, σ' die Brennweiten des Auges, und für s' die Distanz zwischen Netzhaut und 2. Hauptpunkt einsetzt. Die tägliche Erfahrung lehrt aber, daß das Auge in einem großen Bereich der Entfernungen deutlich sehen kann, von einer gewissen größten Entfernung, dem Fernpunkt, bis zu einer gewissen kleinsten, dem Nahepunkt. Es muß also eine Veränderlichkeit des Auges, eine willkürliche Anpassung oder Akkommodation desselben an die Entfernung der zu betrachtenden Gegenstände vorhanden sein. Für ein normales (emmetropisches) Auge liegt der Fernpunkt unendlich entfernt, der Nahepunkt sehr variabel, etwa 100—120 mm vom Auge entfernt. Die bequemste Entfernung zum Betrachten kleinerer Gegenstände (Lesen), die Weite des deutlichen Sehens, ist dagegen für das normale Auge 250 mm.

Die Bestimmung des Nahe- und Fernpunkts nennt man Optometrie. Die bequemste Methode besteht in der Aufsuchung der Entfernung, in welcher Gegenstände, für den Nahepunkt parallele Linien oder Schriftproben, erkennbar sind; die Größe der letzteren muß der Entfernung angepaßt sein. Der Scheiner'sche Versuch (sowie die oben erwähnten analogen Erscheinungen) bietet ferner ein gutes Mittel, da der Gegenstand diesseits des Nahepunkts und jenseits des Fernpunkts doppelt erscheint (Stampfer's Optometer). Eine sagittale Linie, durch zwei Löcher betrachtet, erscheint in Gestalt zweier Linien, welche sich in dem Punkte, für welchen das Auge eingestellt ist, kreuzen (Th. Young). Am sichersten kann man mit dem Augenspiegel den Brechzustand des Auges und daraus die gesuchten Punkte ermitteln (S. 399).

Früher glaubte man, daß die Einstellung des Auges in der Ruhe eine mittlere sei, daß es demnach zwei aktive Akkommodationsarten gebe, eine positive für die Nähe und eine negative für die Ferne. Folgende Gründe sprechen jedoch dafür, daß es nur Eine Richtung der aktiven Akkommodation gibt: 1. beim plötzlichen Oeffnen der lange geschlossen gewesenen Lider ist das Auge für die Ferne eingerichtet (Volkmann); 2. das Sehen in die Ferne ist nicht mit dem Gefühl der Anstrengung verbunden, wie das für die Nähe; 3. Atropin, welches den Akkommodationsapparat lähmt, bewirkt eine unveränderliche Einstellung für die Ferne; gäbe es einen negativen Akkommodationsapparat, so müßte man die unwahrscheinliche Annahme machen, daß dieser gleichzeitig mit der Lähmung des positiven in tetanische Anstrengung versetzt würde (Donders); 4. auch bei neurotischen Lähmungen des Akkommodationsapparates (durch Okulomotoriuslähmung, s. unten) tritt stets Akkommodation für die Ferne ein, dagegen kennt man keine Lähmungszustände mit Akkommodation für die Nähe.

Der Ruhezustand des Auges ist also die Einstellung desselben

auf den Fernpunkt, es gibt folglich nur eine einzige Richtung der Akkommodation, nämlich diejenige für die Nähe. Im ruhenden emmetropischen Auge liegt folglich der Brennpunkt in der Netzhaut, und die Akkommodation verschiebt ihn, wie unten gezeigt werden wird, nach vorn.

Die Bestimmung des Fernpunkts ist also zugleich eine Bestimmung des Refraktionszustandes des Auges, d. h. der optischen Verhältnisse des ruhenden Auges; sie gibt Aufschluß, ob der Brennpunkt wirklich in der Netzhaut liegt oder nicht. Die Lage des Nahepunkts hängt dagegen außer von der Refraktion auch von der Leistungsfähigkeit des Akkommodationsapparates ab. Die letztere läßt sich offenbar durch eine dem brechenden Apparat hinzugefügte Konvexlinse (Akkommodationslinse) ersetzen und ausdrücken (Donders). Diese Linse L (Fig. 146) bewirkt also, daß die vom Nahepunkt N ausgehenden Strahlen in dieselbe Bahn einlenken,

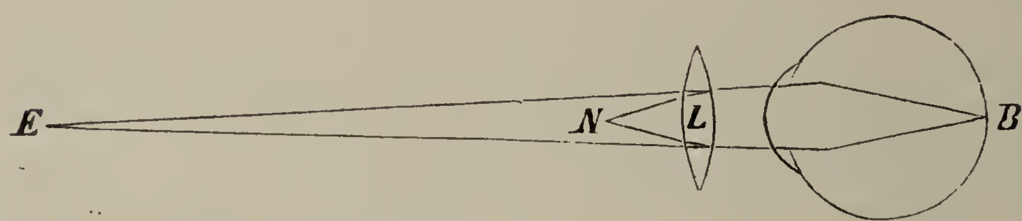


Fig. 146.

welche die vom Fernpunkt E ausgehenden ohne Akkommodationslinse haben; oder mit anderen Worten: der Fernpunkt ist das durch die Akkommodationslinse gelieferte virtuelle Bild des Nahepunktes. Sind E und N zugleich die Abstände des Fern- und Nahepunktes vom Auge und A die Brennweite der Akkommodationslinse, so muß nach **92**, Gl. (26) sein (wegen der Vorzeichen s. **73**):

$$\frac{1}{N} - \frac{1}{E} = \frac{1}{A}.$$

Für das emmetropische Auge ist aber $E = \infty$, also $A = N$. Hieraus ergibt sich als Brennweite der Akkommodationslinse 120—100 mm, als ihre Dioptrienzahl 8—10; soviel Dioptrien kann also die Akkommodation denjenigen des Auges (S. 384) hinzufügen.

b. Die Ametropie.

Viele Augen sind nicht emmetropisch, d. h. der Brennpunkt fällt (Akkommodationsruhe vorausgesetzt) nicht in die Netzhaut. Die Ursache ist meist nicht abnorme Lage des Brennpunkts, sondern der Netzhaut. Bei Myopen ist das Auge in der Axenrichtung verlängert, die Netzhaut liegt daher hinter dem Brennpunkt (vgl. B', Fig. 152), bei

Hypermetropen ist das Auge in der Axenrichtung verkürzt, so daß die Netzhaut vor dem Brennpunkt liegt (A', Fig. 152). Der Fernpunkt myopischer Augen liegt daher abnorm nahe, der Fernpunkt hypermetropischer Augen ist dagegen ein virtueller, hinter dem Auge liegender Punkt, d. h. konvergent auffallende Strahlen werden in der Netzhaut vereinigt, und um parallel auffallende in der Netzhaut zu vereinigen, d. h. die unendliche Ferne deutlich zu sehen, muß schon eine Akkommodationsanstrengung gemacht werden. Bei normaler Leistungsfähigkeit des Akkommodationsapparats muß nun offenbar auch der Nahepunkt bei Myopischen abnorm nahe, bei Hypermetropischen abnorm entfernt sein. Daher sind myopische Augen kurzsichtig, hypermetropische weitsichtig.

Ametropische Augen können ihren für die Lage der Netzhaut zu starken oder zu schwachen Brechzustand durch eine vor das Auge gesetzte Linse (Brillenglas) korrigieren; dieselbe muß natürlich für Myopen konkav, für Hypermetropen konvex sein. Die Brennweiten der erforderlichen Linsen ergeben sich auf ähnlichem Wege wie die der Akkommodationslinse. Ist E^* die Entfernung des Fernpunkts, welche normal ∞ sein soll, so wird die Brennweite $\pm\,\Phi$ der korrigierenden Brille durch die Gleichung bestimmt:

$$\frac{1}{\infty} - \frac{1}{E^*} = \frac{1}{\Phi} \qquad \text{oder} \qquad \Phi = -E^*.$$

Beim hypermetropischen Auge hat E^* einen negativen, Φ also einen positiven Wert. Die Brechkraft $1/\Phi$ (in Dioptrien) ist der bequemste Ausdruck für den Grad der Myopie oder Hypermetropie.

Ist der Akkommodationsapparat eines ametropischen Auges normal, d. h. die Akkommodationslinse A wie im normalen, so läßt sich aus der Fernpunktslage E^* sofort auch die Nahepunktslage N^* berechnen. Es muß nämlich (wie oben) sein $1/N^* - 1/E^* = 1/A$ oder $1/N^* = 1/A - 1/\Phi$.

Beispiel: Ein Kurzsichtiger, dessen Fernpunkt in 250 mm Abstand liegt, braucht zur Korrektur eine Linse von —4 Dioptrien; bei normalem Akkommodationsapparat (A = 8 Dioptrien) liegt sein Nahepunkt in 83,3 mm Abstand.

Unter Wasser ist das menschliche Auge enorm hypermetropisch, weil die Wirkung der ersten brechenden Fläche ganz fortfällt (vergl. S. 380); beim Fischauge ist dies durch die starke Krümmung der Krystalllinse kompensiert. Zum deutlichen Sehen unter Wasser ist eine Konvexbrille oder (Dudgeon) eine aus Uhrgläsern und einem Rohr zusammengesetzte konkave Luftlinse erforderlich, welche letztere zugleich in der Luft das Sehen nicht hindert. Die S. 383 berechnete Brennweite der Linse für sich in den Augenflüssigkeiten (43,707 mm; entsprechend 22,9 Dioptrien), ist zugleich die des Auges unter Wasser; die korrigierende Konvexbrille müßte also im Wasser 50,8 — 22,9 = 27,9 Dioptrien haben (S. 384). Der Umstand, daß bei Fischen und

Walen die Hornhaut fast plan ist, muß zur Folge haben, daß dieselben an der Luft und im Wasser gleich gut sehen; bei Fröschen ist aber die Hornhaut stark gekrümmt.

c. Der Mechanismus der Akkommodation.

Wie man leicht an sich selbst vor dem Spiegel beobachten kann, verengt sich bei der Akkommodation die Pupille. Daß dies jedoch nur eine Begleiterscheinung ist, ergibt sich erstens daraus, daß bloße Pupillenverengerung, z. B. durch Licht, keine Einstellung für die Nähe macht, zweitens die Verengerung etwas später eintritt als die Akkommodation, drittens auch bei Mangel oder Spaltung der Iris noch Akkommodation möglich ist.

Lähmung oder Durchschneidung der äußeren Augenmuskeln stört die Akkommodation ebenfalls nicht, wodurch die Annahme widerlegt ist, daß, analog der Einstellung einer Kamera, Augenhintergrund und Netzhaut beim Nahesehen durch Deformation des Augapfels nach hinten verschoben werden. Dagegen fehlt jede Akkommodation beim Mangel der Linse (Young, Donders), und es ist direkt erweisbar, daß die Akkommodation lediglich auf Formveränderung der Linse beruht, und zwar hauptsächlich auf Krümmungszunahme ihrer vorderen Fläche (Cramer). Durch die Vorwölbung der Linse wird die Iris etwas nach vorn gedrängt, weil dieselbe (wie Fig. 149 zeigt) mit ihrem Pupillarrande der Linsenkapsel direkt anliegt (Helmholtz).

Am einfachsten erkennt man die Krümmungsänderung an den drei Spiegelbildchen einer seitlich vom Auge aufgestellten Kerzenflamme *F* Fig. 147. *A*, *B*, *C* sind die drei brechenden Flächen des beobachteten Auges, und *A'*, *B'*, *C'* deren Krümmungsmittelpunkte (vgl. S. 383). Die Orte der drei Spiegelbildchen *a*, *b*, *c* sind mittels eines vom Scheitel reflektierten und eines durch den Mittelpunkt gehenden Strahles bestimmt (die Zugehörigkeit zu den Flächen ist durch die Art der Linienziehung verdeutlicht). Die Bilder *a* und *b* sind virtuell und aufrecht, *c* reell und verkehrt; ihre Größe entspricht der Größe der Krümmungsradien: *b* ist also am größten, zugleich aber lichtschwach und verwaschen, *c* am kleinsten. Einem in *G* befindlichen Auge erscheinen die drei Bilder im Auge nebeneinander, wie die Nebenfigur zeigt. Akkommodiert nun das beobachtete Auge für die Nähe, so wird das Bild *b* kleiner und nähert sich dem Bilde *a*, woraus man schließt, daß die vordere Linsenfläche sich stärker krümmt und zugleich nach vorn rückt. (Purkinje-Sanson'scher Versuch.)

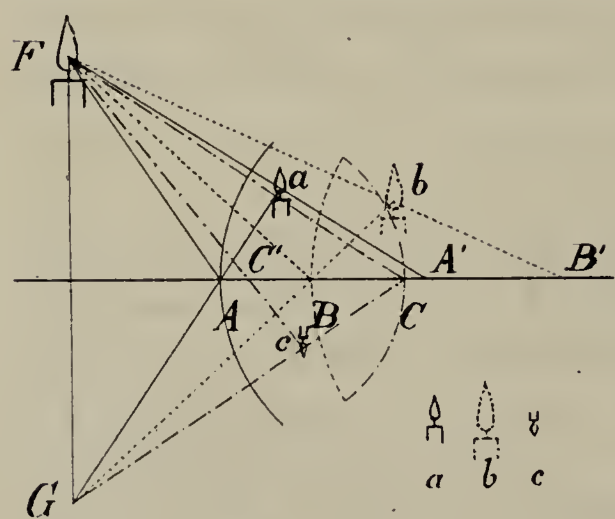


Fig. 147.

Besser erkennbar wird die Veränderung, wenn man statt einer Flamme zwei über

einander befindliche beleuchtete Quadrate sich spiegeln läßt (Helmholtz). Die Spiegelbilder sind in Fig. 148 bei *A* für den Ruhezustand, bei *B* für den Zustand der Akkommodation dargestellt. Man kann die Quadratabstände mit dem Ophthalmometer messen. Genauere Untersuchung lehrt, daß auch die hintere Linsenfläche sich etwas stärker wölbt.

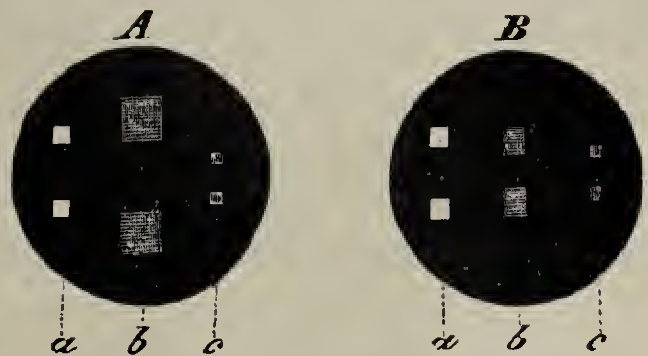


Fig. 148.

Die oben erwähnte Vorwölbung der Iris kann man bei strenger Profilbetrachtung des Auges direkt erkennen; ferner zeigt sie sich an der Verlagerung der kaustischen Linie, welche die Brechung an der Hornhaut bei seitlich aufgestelltem Lichte auf die gegenüberliegende Irishälfte wirft (Helmholtz).

Aus den ophthalmometrisch gemessenen Größen der Spiegelbilder lassen sich (S. 381) die Krümmungsradien der drei Flächen auch für den akkommodierten Zustand berechnen, und hieraus die neuen Kardinalpunkte, wie die folgende Tabelle (nach Helmholtz) verdeutlicht:

(Negatives Vorzeichen bedeutet Lage vor der Hornhaut.)	Ruhend (S. 383, 384)	Akkommodiert
Ophthalmometrisch gefunden:		
Krümmungsradius der Hornhaut	8	8
„ „ vorderen Linsenfläche	10	6
„ „ hinteren „	6	5,5
Ort der vorderen Linsenfläche	3,6	3,2
„ „ hinteren „	7,2	7,2
Daraus berechnet (S. 383):		
Ort des 1. Hauptpunktes	1,940	2,033
„ „ 2. „	2,356	2,492
„ „ 1. Knotenpunktes	6,957	6,515
„ „ 2. „	7,373	6,974
„ „ 1. Brennpunktes	—12,918	—11,241
„ „ 2. „	22,231	20,248
Erste Brennweite	—14,858	—13,274
Zweite „	19,875	17,756

Der hintere Brennpunkt kann hiernach durch die Akkommodation um fast 2 mm nach vorn verschoben werden, und hierin liegt das Wesentliche der Akkommodation.

Die akkommodative Veränderung der Linse geschieht durch den Ziliarmuskel oder Brücke'schen Muskel, welcher aus meridianalen und zirkulären Fasern besteht. Die ersteren, welche die Hauptmasse bilden, entspringen vorn von der Umschlagstelle der Membrana Descemetii, da wo sie von der Kornea auf die Iris übergeht (Lig. iridis pectinatum) und setzen sich an die Processus ciliares der Chorioidea an; die unbedeutenden zirkulären Fasern, welche nach innen von den ersteren im

vordersten Teile des Muskels liegen, umgeben den Rand der Linse. Die radiären Fasern ziehen für sich den vorderen Rand der Chorioidea nach vorn: nach einer sehr wahrscheinlichen Annahme (Helmholtz) wird hierdurch die Zonula Zinnii, deren Spannung in der Ruhe den Linsenrand nach hinten und außen zieht, also die Linse abflacht (die Linse ist nach dem Herausnehmen stärker gewölbt als im Auge), durch Näherung ihrer hinteren Insertion an die vordere abgespannt, wodurch die Linse dicker wird.

Fig. 149 zeigt einen Durchschnitt des vorderen Augenteils, links für die Ferne, rechts für die Nähe eingestellt.

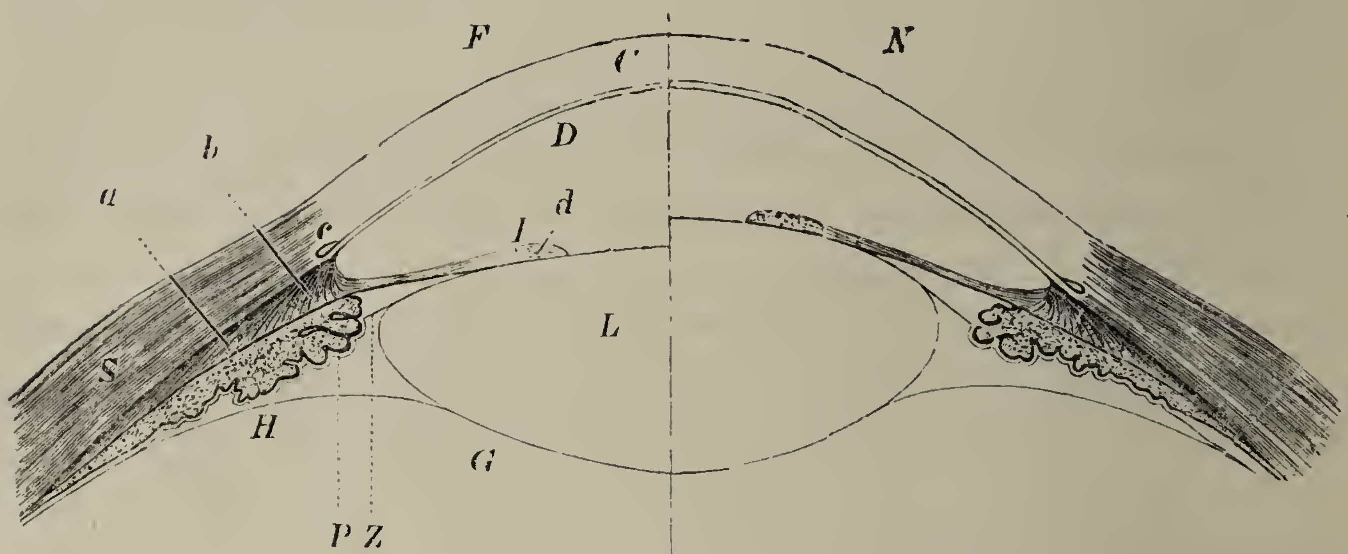


Fig. 149.

C Hornhaut. S Sklera. I Iris. L Linse. G Glaskörper. D Membrana Descemetii. P Processus ciliares. H Hyaloidea. Z Zonula Zinnii. a radiäre, b zirkuläre Fasern des Ziliarmuskels, letztere in punktförmigen Querschnitten zwischen den radiären. c Canalis Schlemmii. d Sphincter iridis.

Während diese Theorie den Zirkulärfasern keine wesentliche Rolle zuschreibt, sind sie nach einer anderen (Schön) der Hauptfaktor. Linse und Glaskörper sind in eine aus der Lamina suprachorioidea, dem Ziliarmuskel, der Zonula und der derben vorderen Linsenkapsel gebildete Kapsel fest eingeschlossen; die Spannung wird durch tonische Kontraktion der Meridianfasern unterhalten, deren Sehnen gleichsam durch die Lamina suprachorioidea dargestellt werden: in der Gegend des Linsenrandes wird diese Kapsel von den Zirkulärfasern des Ziliarmuskels sphinkterartig umspannt. Kontraktion dieser Fasern schnürt hier die Gesamtkapsel ein und macht dadurch den vorderen Teil, dem die vordere Linsenfläche aufgedrückt ist, stärker konvex. — Neuerdings wird behauptet (Tscherning), daß Zug der Zonula nicht die Linse abplattet, sondern, weil die äußeren Schichten nachgiebiger sind, ein Hervortreten des resistenten stark gekrümmten Kerns, und somit stärkere Krümmung in der Mitte bewirkt; nur die peripherischen Teile zeigen nachweisbare Abplattung. Hiernach müßte die Zonula bei der Akkommodation sich anspannen, was schwer begreiflich ist. Auch soll die Abspannung derselben an einem Schlottern der Linse bei Physostigminwirkung (s. unten S. 393) direkt nachweisbar sein (Hess).

Die Geschwindigkeit der Akkommodation ist ziemlich gering. Nach der Mehrzahl der Beobachter erfolgt die Einstellung für die Ferne schneller als für die Nähe (Vierordt, Aeby u. A.), d. h. die Erschlaffung des Akkommodationsapparats erfolgt schneller als die Anspannung. Nach Anderen (Schmidt-Rimpler) soll die Akkommodation

für die Entfernung des Konvergenzpunktes beider Sehaxen am schnellsten erfolgen, sowohl von näherer als von fernerer Einstellung aus. Die Einstellung für den Nahepunkt erfordert etwa 1,6, die für den Fernpunkt etwa 0,8 Sekunden; die Pupillenveränderung braucht mehr Zeit als die Akkommodation selbst (Angelucci & Aubert).

Bringt man eine Zylinderlinse (S. 402) vor das Auge, so wird das Sehen undeutlich wegen der verschiedenen Refraktion in den Meridianen; nach einiger Zeit aber sieht man wieder scharf; es scheint also die Akkommodation nach Meridianen verschieden erfolgen zu können, wohl durch Partialwirkungen des M. ciliaris (Dobrowolsky, Ahrens, Michel u. A., bestritten von Hess).

Die Nervenfasern für den Akkommodationsapparat liegen in den Nervi ciliares, deren Reizung bei Tieren Vorwölbung der Linse hervorbringt; sie stammen aus dem Okulomotorius, und haben ein Zentrum in den Vierhügeln (Hensen & Völckers). Nach einigen Autoren soll auch der Halssympathikus akkommodativen Einfluß haben.

Zwischen den Nerven für die Akkommodation, die Iris und die äußeren Augenmuskeln besteht ein zentraler Konnex, wie schon das Verhalten der Pupille bei der Akkommodation zeigt; ferner ist mit Rotation der Bulbi nach innen Verengerung der Pupillen und unwillkürliche Akkommodation für die Nähe verbunden (Czermak). Außerdem lähmt peripherisch das Atropin zugleich mit dem Sphinkter iridis auch die Akkommodation, umgekehrt bewirkt Physostigmin (Kalabar-Bohne) Verengerung der Pupille und krampfhafte Akkommodation für die Nähe.

Mit zunehmendem Alter (schon vom 15. Jahre an, Mac-Gillavry) nimmt das Akkommodationsvermögen ab, vermutlich durch Härterwerden der Linse (Donders); auch Abnahme der Refraktion (Presbyopie) stellt sich im Alter ein.

5. Die Iris und die Pupille.

a. Muskeln und Nerven der Iris.

Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, analog den Diaphragmen optischer Linseninstrumente, sowie zur Regulierung der ins Auge dringenden Lichtmenge, dient die Iris mit ihrer zentralen Oeffnung, der Pupille. Die Weite der letzteren wird bestimmt durch den Kontraktionszustand der beiden antagonistischen Irismuskeln, des Sphinkter und des Dilatator pupillae. Ersterer bildet eine Ringfaserschicht um die Pupille, letzterer hat radial gerichtete Fasern; jener ist vom Okulomotorius, dieser vom Halssympathikus abhängig (Näheres s. unten). Werden beide Muskeln, oder ihre Nerven, gleich stark gereizt, so überwiegt der Sphinkter, so daß sich die Pupille verengt. Sie verengt sich ferner bei Durchschneidung des Sympathikus am Halse und erweitert

sich bei Durchschneidung des Okulomotorius. Man muß also annehmen, daß beide antagonistische Muskeln durch beständige zentrale Erregung ihrer Nerven tonisch kontrahiert sind.

Die nach Exzision des Sympathikus eintretende Pupillenverengerung bleibt jahrelang bestehen, geht aber allmählich zurück und kann sogar in Erweiterung übergehen (Langendorff): die Ursache scheint in einer Schwächung des Sphinkter zu liegen.

Die Existenz des Dilatator ist anatomisch von einigen angefochten (Grünhagen, Eversbusch u. A.), und man hat demgemäß versucht, die Wirkung der Sympathikusreizung, der Dyspnoe etc. auf vasomotorische Wirkungen zurückzuführen, da sie den übrigen Gefäßwirkungen ziemlich parallel gehen, und der Verlauf der Irisgefäße dieser Ansicht günstig scheint. Jedoch haben bloße Zirkulationsänderungen, z. B. durch Durchschneidung oder Reizung der Vagi, keinen Einfluß auf die Pupille (Kuyper). Ferner tritt bei Sympathikusreizung die Pupillenerweiterung nicht gleichzeitig mit der Gefäßkontraktion am Auge, und auch bei entbluteten Tieren (Jessop) ein, und der Verlauf der auf die Gefäße des Auges wirkenden Fasern ist zum Teil verschieden von dem der pupillenerweiternden: ein Teil der letzteren verläuft nicht im Grenzstrang, sondern mit der Vertebralarterie (Bernard, François-Franck, bestritten von Guillebeau & Luchsinger). Endlich macht lokal beschränkte, direkte Reizung am Irisrande lokale Erweiterung (Bernstein & Dogiel u. A.), auch nach Exzision des den Sphinkter enthaltenden Teiles (Heese, Langley & Anderson).

Nicht völlig aufgeklärt ist die Beteiligung des Trigeminus an der Pupilleninnervation. Seine Durchschneidung macht eine vorübergehende Erweiterung und dann Verengerung; diese Erfolge sind von der Integrität des Okulomotorius unabhängig. Erstere muß ohne Zweifel als Folge von Reizung betrachtet werden. Die Verengerung rührt größtenteils davon her, daß die Sympatikusfasern durch Vermittelung des Gangl. Gasseri in der Bahn des Trigeminus dem Auge zugeführt werden; jedoch bewirkt nach vielen Autoren (Bernard, Schiff u. A.) auch Reizung des Trigeminus an seinem Ursprung Erweiterung (bestritten von Braunstein), so daß ihm neben dem Sympathikus dilatierende Fasern zugeschrieben werden. Manche schreiben ihm auch verengernde Fasern zu, worauf einige Beobachtungen nach Lähmung des Okulomotorius zu deuten scheinen (Schiff, v. Gräfe). Auch der Abducens enthält zuweilen verengernde Fasern (Adamük).

Die nächsten zerebrospinalen Zentra der Iris liegen für die Verengerungsnerven am Boden des 3. Hirnventrikels, dicht am Aquaeductus Sylvii, für die Erweiterungsnerven im Centrum ciliospinale (S. 274), auf welches aber Kopfmark (Schiff), Vierhügel (Hensen & Völckers) und andere Hirnteile einwirken.

Die Okulomotoriusfasern treten durch das Gangl. ciliare zu den Ziliarnerven. Das Ganglion unterbricht beim Absterben die Erregungsleitung, enthält also wahrscheinlich eine Neuronenunterbrechung (Langendorff, vgl. S. 323). Die Sympathikusfasern entspringen bei Säugern aus dem 7.—8. Zervikal- und 1.—2. Dorsalnerven, beim Frosche hauptsächlich aus dem 3. Spinalnerven; sie gehen zum 1. Brustganglion, durch den vorderen Ast der Ansa Vieussenii zum unteren Halsganglion, durch den Halsstrang zum oberen Halsganglion, dann zum Gangl. Gasseri und durch den 1. Tri-

geminusast (Nasociliaris) ohne Vermittlung des Gangl. ciliare zu den N. ciliares longi (JEGOROW, SCHIPILOFF, BRAUNSTEIN).

Gewisse Erscheinungen deuten darauf, daß in der Iris selbst noch gangliöse Zentra enthalten sind, welche die Vermittlung zwischen Nerven und Muskeln bilden: vor allem findet bei Fischen und Amphibien eine Verengerung der Pupille durch Licht auch an der ausgeschnittenen Iris statt (BROWN-SÉQUARD), besonders nach längerer Aufbewahrung im Dunkeln (STEINACH); ferner geschieht die Wirkung der Mydriatika und Myotika (S. 396) bei lokaler Applikation auch nach Aufhebung des zentralen Sphinktertonus, z. B. nach Durchschneidung des Ganglion ciliare (HENSEN & VÖLCKERS), ja am ausgeschnittenen Auge (DE RUYTER). Wenn kein Dilatator vorhanden ist, könnte die Sympathikuswirkung auf Hemmung dieser Zentra beruhen. Manche schreiben die Verengerung durch Licht einer direkten Wirkung auf die Muskelfasern des Sphinkter zu (STEINACH, GUTH).

Bei Vögeln hat die Iris quergestreifte Muskulatur und ist willkürlich beweglich. Die verengernden Nervenfasern verlaufen im Okulomotorius, die erweiternden nicht im Sympathikus, sondern im Trigeminus (ZEGLINSKI). Jedoch werden auch erweiternde Wirkungen des Sympathikus behauptet (GRÜNHAGEN).

b. Physiologisches Verhalten der Pupille.

α) Beziehungen zum Auge selbst.

1. Die Pupille verengt sich reflektorisch, wenn Licht in das Auge fällt, und um so stärker, je intensiver das Licht, und je größer die beleuchtete Netzhautfläche ist. Hierdurch wird die Beleuchtung der Retina einigermaßen reguliert. Die Verengerung beginnt etwa 0,4—0,5 sek nach dem Lichteinfall und erreicht in etwa 0,1 sek ihr Maximum (LISTING, ARLT jun.). Auch bloße Momentanbeleuchtung zieht den Reflex nach sich (v. VINTSCHGAU). Die Verengerung tritt auch ein bei zentraler Reizung des Optikusstammes (MAYO), und bleibt aus nach Durchschneidung des Okulomotorius. Ueber binokularen Reflex s. beim Binokularsehen. Der Sphinktertonus ist reflektorische Wirkung des Optikus, nach dessen Durchschneidung diejenige des Okulomotorius nicht mehr erweiternd wirkt (KNOLL). In vollständiger Dunkelheit ist, wie photographische Versuche mit Momentanbeleuchtung lehren, die Pupille enorm weit (CL. DU BOIS-REYMOND).

2. Bei der Akkommodation für die Nähe verengt sich die Pupille durch Okulomotoriuserregung (über die Zeit s. S. 393).

3. Drehung des Bulbus nach innen bewirkt Pupillenverengerung, ebenfalls durch assoziierte Erregung des Okulomotorius.

4. Zukneifen der Augenlider macht ebenfalls Verengerung.

Nach neueren Beobachtungen (VERVOORT, WEISS & WLOTZKA) findet bei der Akkommodation keine Pupillenverengerung statt, wenn die Konvergenzbewegung dabei

vermieden wird. Die Verengerung würde hiernach nicht mit der Akkommodation, sondern nur mit der sie meist begleitenden Konvergenz synergisch sein.

β) Beziehungen zu anderen Funktionen.

1. Im Schlafe sind die Pupillen verengt; es ist streitig, ob dies auf Reizung des Okulomotorius oder auf Nachlaß des Dilatatortonus beruht. Die Reaktion auf Licht ist im Schlafe erhalten.

2. Erregung sensibler Nerven bewirkt reflektorisch eine Pupillenerweiterung (Bernard, Westphal; nach Foà & Schiff genügt schon der schwächste Tasteindruck).

3. Starke Muskelanstrengungen (namentlich starke In- und Exspirationen) sind mit Pupillenerweiterung verbunden (Romain-Vigouroux). Außerdem bemerkt man in der Norm bei jedem Pulse eine sehr geringe Verengerung, ebenso bei jeder Exspiration; überhaupt scheint jeder stärkere Blutzufluß zur Iris eine Verengerung zu bewirken; so erklärt sich auch die bei Abfluß des Humor aqueus eintretende Pupillenverengerung (Hensen & Völckers).

4. Während der Dyspnoe ist eine Pupillenerweiterung vorhanden, die mit dem Eintritt der Asphyxie vorübergeht. Dieselbe bleibt auf einer Seite aus, oder ist wenigstens viel schwächer, wenn der Sympathikus derselben durchschnitten ist.

5. Zahlreiche Gifte bewirken, sowohl bei Einführung in das Blut als bei örtlicher Applikation, Veränderungen der Pupille. Erweiternd wirken die sog. Mydriatika, deren hauptsächlichstes das Atropin ist, verengend die sog. Myotika, namentlich Physostigmin, Nikotin, Muskarin, Morphin. Die mydriatischen Gifte machen zugleich permanente Einstellung des Auges auf den Fernpunkt, und die myotischen permanente Einstellung auf den Nahepunkt, d. h. erstere bewirken Lähmung und letztere Krampf des Akkommodationsapparats. Es ist nachgewiesen, daß die Wirkung der Mydriatika und Myotika hauptsächlich oder ausschließlich auf Lähmung resp. Reizung der Nervenenden im Sphinkter und im Ziliarmuskel beruht. Bei Vögeln ist Atropin ohne Wirkung (Kieser).

9. Die Reflexion im Auge und der Augenspiegel.

Das Pupillenfeld eines Auges erscheint stets völlig schwarz, d. h. das beobachtende Auge empfängt aus dem beobachteten kein reflektiertes Licht. Eine Ausnahme machen die albinotischen Augen, deren Pupillenfeld gewöhnlich rot aussieht; dies rührt aber nur von dem durch die Sklera und die pigmentlose Chorioidea eindringenden Lichte her, denn die Pupille wird schwarz, wenn man dies Licht durch einen vor das Auge

gestellten Schirm (mit einer Oeffnung von der Größe der Pupille) abblendet (Donders). Die Ursache der Dunkelheit des Pupillenfeldes liegt teils in der Absorption des auf die Netzhaut fallendes Lichtes durch das schwarze Pigment hinter derselben, teils darin, daß der nicht absorbierte Anteil sich so verhalten muß, als ob die Netzhaut Licht aussendete; die von einem Netzhautpunkt ausgehenden Strahlen müssen sich aber in der zur Netzhaut konjugierten äußeren Fläche vereinigen. Bildet sich die Lichtquelle, etwa eine Flamme, in der Netzhaut scharf ab, so ist sie selbst zur Netzhaut konjugiert und das reflektierte Licht kehrt daher zur Lichtquelle zurück.

Ein kleiner Teil des ins Auge fallenden Lichtes (bei axialer Richtung etwa 3 pCt., Tscherning) gelangt überhaupt nicht zur Netzhaut, wegen der schon mehrfach erwähnten Reflexionen an den brechenden Flächen.

Befindet sich die Pupille des Beobachters in dem Felde der reflektierten Strahlen, so muß das Pupillenfeld des beobachteten Auges erleuchtet erscheinen. Dies läßt sich auf zwei Arten erreichen: 1. (Brücke) Der Beobachtete A (Fig. 150) ist für das Licht L nicht akkommodiert, so daß auf seine Netzhaut ein Zerstreuungskreis *ab* fällt; dieser Zerstreuungskreis sendet reflektiertes Licht nach außen in Gestalt eines

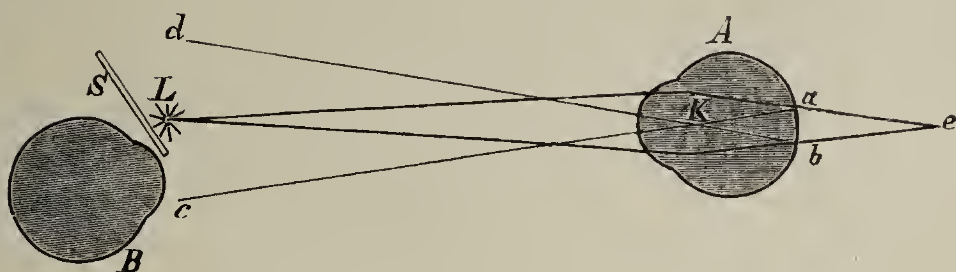


Fig. 150.

durch den Knotenpunkt K gehenden Kegels cKd; ein beobachtendes Auge B, dicht neben dem Licht und gegen dasselbe durch den Schirm S geschützt, befindet sich in diesem Kegel und sieht daher die Pupille von A rot erleuchtet. 2. (Helmholtz) Zwischen B und A wird ein unbelegter oder mit einem kleinen Loche versehener Spiegel SS (Fig. 151) so gehalten, daß er das Licht einer seitlichen Lampe L in das Auge A reflektiert. Ein Teil der aus A zurückkehrenden Strahlen gelangt, statt zur Flamme, in das Auge B, und auch so erscheint die Pupille von A rot erleuchtet (Augenspiegel oder Ophthalmoskop). Die rote Farbe rührt von der Blutzirkulation der Netzhaut her. Als Augenspiegel wird meist ein Konkavspiegel verwendet.

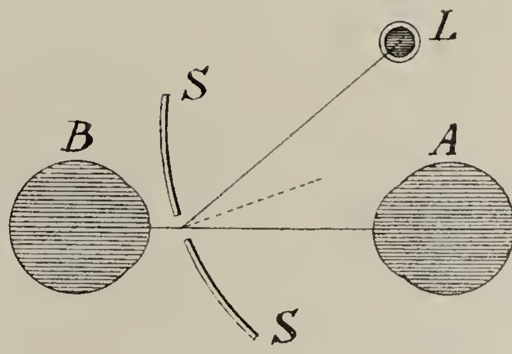


Fig. 151.

Der Augenspiegel findet eine wichtige Anwendung zur Beobachtung der Netzhaut im lebenden Auge (Helmholtz). Hierzu ist aber nicht allein erforderlich, daß das von A reflektierte Licht in das Auge B gelangt, sondern auch, daß die Netzhaut A sich auf der Netzhaut B abbildet. Ohne Weiteres findet dies statt, wenn beide Augen emmetropisch und in Akkommodationsruhe sind. Fig. 152 (Augenspiegel und Lampe weggelassen) stellt durch die ausgezogenen Linien einen solchen Fall dar; die Brennpunkte f_a und f_b der Augen A und B liegen in der Netzhaut, und die von f_a ausgehenden Strahlen gehen parallel von A zu B und vereinigen sich in f_b. Auch dann ist die Netzhaut ohne weiteres sichtbar, wenn das eine Auge (A') hypermetropisch und das andere (B') zufällig in gleichem Grade myopisch ist; diesen Fall stellen die punktierten Linien der Fig. 152 dar.

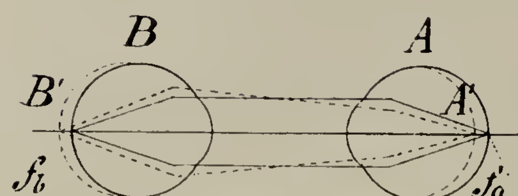


Fig. 152.

In allen anderen Fällen muß, damit das Auge A die Netzhaut von B scharf sieht, eine Konvexlinse oder eine Konkavlinse zu Hilfe genommen werden; mit der ersteren wird die Netzhaut verkehrt, mit der letzteren aufrecht gesehen.

In Fig. 153 und 154 ist A das beobachtete Auge, welches auf die Entfernung der Ebene $a'b'$ eingestellt sei. Das Netzhautstück ab muß sich dann, nach dem Satze von den konjugierten Ebenen (77), reell und verkehrt in $a'b'$ abbilden. Dieses im Raume schwebende, sehr lichtschwache Bild würde aber vom beobachtenden Auge B, selbst wenn es in seiner Sehweite läge, kaum gesehen werden, und jedenfalls nur ein kleiner Teil desselben. Für die in den Gang der Strahlen eingeschaltete Konvexlinse L ist nun das Bild $a'b'$ virtuelles Objekt, und die Linse verwandelt (vgl. 94) das Bild $a'b'$ in das kleinere und lichtstärkere Bild $a''b''$, welches ebenfalls verkehrt ist; das Auge B muß sich so aufstellen, daß $a''b''$ sich in seiner Schweite befindet. Die Konstruktion für das

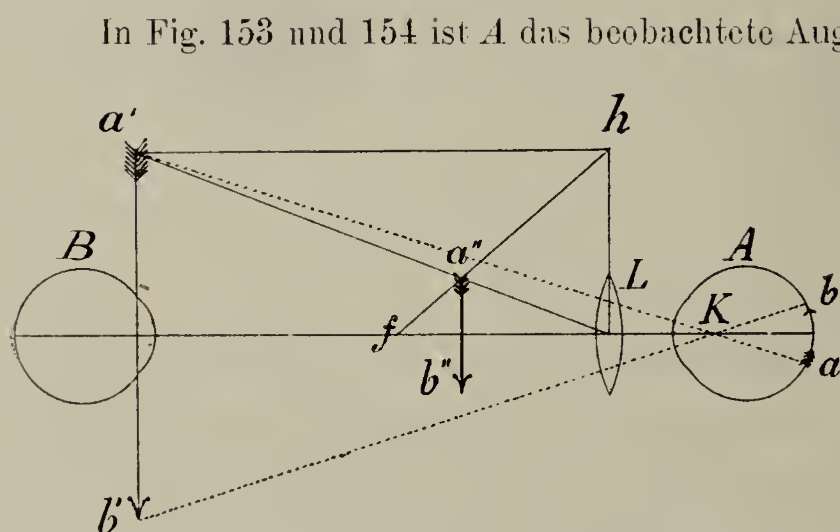


Fig. 153.

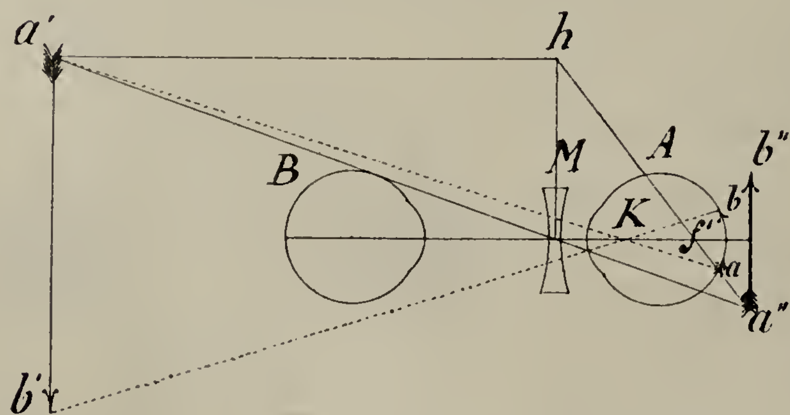


Fig 154.

Bild $a''b''$ ist analog derjenigen in Fig. 31; f ist der Brennpunkt der Linse L. — In Fig. 154 ist $a'b'$ virtuelles Objekt für die eingeschaltete Konkavlinse M, deren virtueller Brennpunkt f' ist; da das virtuelle Objekt von M um mehr als die doppelte Brennweite entfernt ist, liefert M von $a'b'$ das virtuelle verkehrte, also im Verhältnis zu ab aufrechte Bild $a''b''$, für welches das Auge B sich wieder in Sehweite aufstellen muß; für die Konstruktion vgl. Fig. 33.

Das ophthalmoskopische Bild der Netzhaut kann man auch photographieren, am einfachsten (Gerloff), indem man mittels eines planbegrenzten Wasserbehälters die Hornhaut ausschaltet (S. 389).

Außer zur Beobachtung pathologischer Zustände der Netzhaut dient der Augenspiegel auch zur Bestimmung des Refraktionszustandes eines Auges A, dessen Akkommodation man am besten durch Atropinisierung ausschaltet. Ist das beobachtende Auge B emmetropisch oder durch eine Brille korrigiert, so erscheint die Netzhaut eines Emmetropen A ohne Hilfslinse scharf, wie in Fig. 152. Ist dagegen A ametropisch, so tritt dasselbe ein, wenn man ihm die korrigierende Linse hinzufügt, durch deren Aufsuchung also Art und Betrag der Ametropie bestimmbar ist.

Unter Skiaskopie (richtiger Skioskopie) nach Cuignet versteht man eine andere als die soeben beschriebene Anwendung des Augenspiegels zur Bestimmung der Refraktion. Wird mittels eines Planspiegels Licht auf den Augenhintergrund geleitet, so wird ein von der Pupillenweite abhängendes kreisförmiges Netzhautfeld beleuchtet: dasselbe bildet sich in der zur Netzhaut konjugierten Ebene, d. h. bei ruhendem Auge in der Ebene des Fernpunktes ab, und das Bild bewegt sich in dieser Ebene nach oben, wenn der Spiegel nach unten gedreht wird. Die Pupille erscheint dann nicht mehr in ganzer Fläche rot, sondern ein Teil wird dunkel. Da nun die Bewegung vom Beobachter reell gesehen wird, wenn die Fernpunktsebene des Beobachteten vor dem Auge des Beobachters liegt, dagegen virtuell, wenn sie hinter demselben liegt, so erscheint im ersten Falle die Bewegung des Lichtscheins durch das Pupillenfeld der des Spiegels entgegengesetzt (nach oben), im zweiten gleichsinnig (nach unten). Sucht das beobachtende Auge den Ort auf, wo die Bewegung grade ihre Richtung ändert, so befindet es sich im Fernpunkt des beobachteten. Bei Emmetropen und Hypermetropen muß das beobachtete Auge durch eine Konvexlinse myopisch gemacht und dies in Rechnung gezogen werden.

Das von dem Pigmentepithel nicht absorbierte Licht, welches also reflektiert wird, stört trotzdem das Sehen nicht: es muß also verhindert sein, andere Netzhautstellen zu treffen. Man erklärt sich dies durch folgende Theorie (Brücke): Vor jedem Punkte des Pigmentepithels befindet sich das Außenglied eines Stäbchens oder Zapfens der Netzhaut; diese Gebilde sind aber stark lichtbrechend und von einander durch eine schwach lichtbrechende Substanz getrennt. Das von dem Netzhauthintergrund reflektierte Licht ist also durch totale Reflexion verhindert, in benachbarte Stäbchen überzugehen, und ist demnach genötigt,

nahezu ausschließlich die zur Netzhautfläche senkrechte Richtung innezuhalten.

Viele Tiere besitzen an einem Teile ihrer Chorioidea eine blaugrün schillernde, stark reflektierende Fläche, deren Bedeutung unbekannt ist, das **Tapetum**; hier muß die vorstehende Einrichtung besonders wichtig sein. Die Augen dieser Tiere leuchten häufig im Dunkeln, jedoch nur durch Reflexion noch vorhandenen Lichtes. Im absolut dunklen Raum findet nie Leuchten statt (J. Müller). Der Nutzen des Tapetum wird in der nochmaligen Wirkung des reflektierten Lichtes auf die Netzhaut gesucht, ist aber hiermit vermutlich nicht erschöpft.

7. Der Grad der Vollkommenheit des dioptrischen Apparats.

a. Chromatische Abweichung.

Nach **100** besteht bei einem nicht achromatischen System das Bild eines weißen Punktes aus einer Reihe farbiger Bildpunkte, von denen bei reeller Abbildung der violette dem System am nächsten liegt. Wird das Bild auf einer Fläche aufgefangen, so kann dieselbe höchstens für Eine Farbe mit deren Bildpunkt zusammenfallen; die übrigen liefern Zerstreuungskreise, welche alle konzentrisch sind, aber von verschiedener Größe: der violette ist der größte, wenn die Fläche dem roten Bildpunkt am nächsten liegt, der rote, wenn sie dem violetten näher liegt. In der Mitte, wo sich alle Farben decken, ist das Bild stets weiß; um die Mitte herum erscheinen farbige Ränder in Mischfarben, deren äußerster, je nach der Flächenlage, rotgelb oder blauviolett ist. Ebenso bildet sich ein weißer Gegenstand mit den entsprechenden farbigen Rändern ab.

Daß man von solchen farbigen Rändern beim gewöhnlichen Sehen nichts bemerkt, beweist noch nicht, daß das Auge achromatisch zusammengesetzt ist; denn die Farbenzerstreuung der Augenmedien ist gering, etwa gleich der des Wassers (Helmholtz). In der Tat sieht man die farbigen Ränder, wenn man nicht für eine mittlere Farbe akkomodiert (hier decken sich zum Teil gleich große komplementäre Zerstreuungskreise), sondern für das äußerste Rot oder Violett, oder überhaupt nicht für den Gegenstand. Bei zu naher Einstellung (d. h. wenn die Netzhaut hinter dem Bilde liegt) sind die Ränder bläulich, bei zu ferner rötlich. Sehr deutlich zeigt sich die Chromasie des Auges, wenn man die Pupille mittels eines Papierblatts großenteils verdeckt

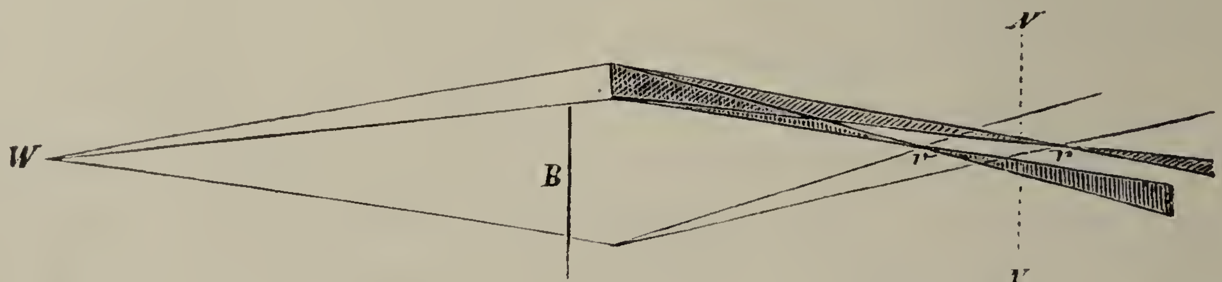


Fig. 155.

(Helmholtz): Es sei W (Fig. 155) ein weißer Punkt, und v sein violetter, r sein roter Bildpunkt; wird jetzt durch den Schirm B der Strahlenkegel großenteils weggenommen, so daß nur der oberste Teil wirksam bleibt, so ist der vertikal schraffierte Teil der

violette, der schräg schraffierte der rote Anteil der Strahlen; die Netzhaut NN empfängt also, wie sie auch liege, farbige Zerstreuungsbilder, die sich nicht decken, sondern wie im Spektrum auf einander folgen, also im Falle der Figur oben rot, unten violett. Im Gesichtsfelde ist natürlich die Lage umgekehrt; jeder leuchtende Punkt erscheint als ein nach oben violettes, nach unten rotes Spektrum. Daher zeigt ein dem Rande des bedeckenden Blattes B paralleler weißer Streifen nach der Seite hin, von der die Bedeckung der Pupille erfolgt, einen rotgelben, nach der andern einen blauvioletten Rand, oder allgemeiner: die Grenze zwischen Schwarz und Weiß erscheint gelblich, wenn die Bedeckung der Pupille vom Schwarz her erfolgt, bläulich, wenn vom Weiß her (Helmholtz). Die Farbenzerstreuung im Auge läßt sich auch dadurch nachweisen, daß ein galvanisch glühender Platindrahtring, durch ein enges Loch betrachtet, außen mit rotem, innen mit blauviolettem Rande erscheint; es wirken hier ebenfalls nur die Ränder der brechenden Flächen (Tumlirtz).

Die beiden letztangeführten Versuche demonstrieren allerdings die Chromasie nur für die Ränder der Hornhaut und Linse. Es wäre denkbar, daß die Linsenschichtung, welche einigermaßen an die Struktur achromatischer Linsen erinnert, für die durch die Axenregion gehenden Strahlen etwas achromatisierend wirkt.

Aus dem oben Gesagten ergibt sich, daß der Bereich des deutlichen Sehens für verschiedene Farben verschieden sein muß. Offenbar muß Nahe- und Fernpunkt für violettes Licht näher liegen, als für rotes; man kann dies in der Tat daran erkennen, daß man, um Punkte verschiedener Farbe, bei gleichem Abstand, durch ein Fernrohr deutlich zu sehen, das letztere verschieden einstellen muß, z. B. für die Spektrallinien im Rot und Violett (Fraunhofer). Rote Flächen endlich erscheinen näher als in gleicher Ebene befindliche blaue, weil das Auge für erstere stärker akkommodieren muß und daraus (s. unten) auf größere Nähe urteilt (Brücke).

b. Sphärische Aberration.

Von Aberration (**96**) ist beim Sehen kaum etwas bemerkbar. Folgende Umstände könnten dazu beitragen, die Aberration zu vermindern (Helmholtz): Durch die schon S. 382 erwähnte Abnahme der Hornhautkrümmung nach dem Rande hin muß die stärkere Ablenkung der Randstrahlen (**96**) in gewissem Grade kompensiert werden. 2. In gleichem Sinne muß die Linsenschichtung wirken, da die Randstrahlen Substanz von geringerem Brechungsvermögen durchlaufen und durch die stärkst gekrümmten brechenden Flächen nicht hindurchgehen. Bei der Akkommodation soll ferner der Randteil der Linse an der Krümmungszunahme weniger teilnehmen, was ebenfalls zur Verminderung der Aberration beitragen müßte (Tscherning). — Die Abblendung der Randstrahlen durch die Iris macht übrigens vorhandene Aberration ziemlich unschädlich.

Die im Pupillarfelde vorhandene Aberration beträgt etwa $^1/_2$—1 Dioptrie (Jackson). Sie läßt sich beobachten, indem man einen entfernten Lichtpunkt durch eine schwache plankonvexe Linse betrachtet, auf deren Planseite ein feines Gitter angebracht ist; dasselbe erscheint im Zerstreuungsbilde des Punktes zu Kurven verzogen („Aberroskop“ von Tscherning).

Ueber aplanatische Eigenschaften des Auges (**97**) ist nichts bekannt.

c. Periskopie.

Bei dem großen Winkelbereich des Gesichtsfeldes (s. unten) kommt das Verhalten des Auges gegen schief einfallende Strahlenbündel (95) sehr in Betracht. Ein optisches System, welches auch bei großer Inzidenzschiefe noch brauchbare Bilder liefert, d. h. Bilder von nicht zu großem Astigmatismus, kann man als periskopisch bezeichnen (hierher gehören die sog. Weitwinkelobjektive in der Photographie). Im Vergleich mit anderen optischen Instrumenten ist nun die Periskopie des Auges ungemein groß, und dieselbe Eigenschaft hat auch die Krystalllinse für sich (Hermann & Peschel, Rasmus & Wauer). Die Theorie ergibt, daß die Linsenschichtung die Wirkung hat, die Periskopie sehr bedeutend zu vergrößern, d. h. für gegebene Inzidenzschiefe die Brennstrecke kürzer zu machen, als bei einer homogenen Linse von gleicher Brennweite (Hermann, Matthiessen).

d. Asymmetrien der brechenden Flächen. Astigmatismus.

Wie S. 382 erwähnt, weist das Ophthalmometer nach, daß die Hornhaut meist im vertikalen Meridian stärker gekrümmt ist als im horizontalen. Bequemer ist dies nachzuweisen durch die Spiegelung eines Systems konzentrischer Kreise, welche sich elliptisch verzerrt abbilden (Placido). Auch dieser Fehler macht das gebrochene Bündel astigmatisch, und zwar gehen hier die beiden Brennlinien (95) durch die Brennpunkte für die beiden Hauptmeridiane hindurch, also im angegebenen Falle hat das Auge statt eines Brennpunktes eine nähere horizontale und eine entferntere vertikale Brennlinie. Bei starkem Astigmatismus kann natürlich kein Gegenstand sich scharf abbilden, doch findet man leicht, daß die Verzerrung der Bildpunkte in gewissen Fällen wenig merklich wird, daß nämlich horizontale Linien sich gut abbilden, wenn die Netzhaut mit der vorderen Brennlinie zusammenfällt, vertikale, wenn mit der hinteren. Für horizontale Linien wäre also das Auge auch etwas kurzsichtiger als für vertikale, was für die meisten Augen zutrifft (Young, Donders, Knapp). Starken Astigmatismus kann man durch zylindrische Brillengläser korrigieren, deren krümmungslose Dimension man (im Falle des Konvexglases) nach dem stärkstgekrümmten Hauptmeridian orientiert; oder auch durch schiefgestellte Linsen (s. oben).

Die vorstehende Abweichung wird als regelmäßiger Astigmatismus bezeichnet; unregelmäßigen Astigmatismus nennt man dagegen die Wirkung von regellosen Krümmungs- und Indexabweichungen im Auge. So hat die Hornhaut beständig kleine Unebenheiten (Tränen, Schleim etc.); die Linse hat vermöge ihrer radialen Faserung in verschiedenen Meridianen nicht denselben Index. In diesen Unregelmäßigkeiten liegt der Grund, warum, namentlich im Zerstreuungsbilde, ein leuchtender Punkt nicht punktförmig, sondern sternförmig gesehen wird (Fixsterne; entfernte Lichter u. s. w.), und warum Linien u. dgl. bei ungenauer Akkommodation zuweilen mehrfach erscheinen (Polyopia monophthalmica).

e. Zentrierungsabweichungen.

Die Zentrierung der brechenden Flächen ist nur eine annähernde, wie unten bei der Bestimmung der Sehaxenlage gezeigt wird. Die notwendige Folge unzureichender Zentrierung ist wiederum eine Astigmasie der homozentrisch einfallenden Strahlenbündel (vgl. 95). Jedoch sind diese Abweichungen meist zu klein, um das Sehen zu stören. In Fällen, wo (wie beim Entdecker des regulären Astigmatismus, Young) Eli-

mination der Hornhautwirkung durch Wasser (S. 389) den Astigmatismus nicht beseitigt, ist vielleicht Zentrierungsmangel der Linsenschichtung als Ursache anzusehen.

II. Die Erregung der Licht- und Farbenempfindung.

1. Der Ort der Erregung.

In der Netzhaut sind folgende Schichten (Fig. 156), von der Chorioidea aus gerechnet, zu unterscheiden: *a* das Sehepithel, bestehend aus Stäbchen *S* und Zapfen *Z*, *b* die äußere Körnerschicht, *c* die äußere molekuläre Schicht, *d* die innere Körnerschicht, *e* die innere molekuläre Schicht, *f* die Schicht der Ganglienzellen, *g* die Schicht der marklosen Optikusfasern. Die Stäbchen haben ein stark lichtbrechendes Außenglied, welches zuweilen in eine Säule querer Scheibchen aufgelöst erscheint, und ein protoplasmatisches Innenglied. Letzteres geht in eine Faser über, welche, durch einen Kern (äußeres Korn *K*) unterbrochen, in der Schicht *c* mit einem Knöpfchen endet. Die Zapfen haben nur ein kurzes konisches Außenglied und ein breites Innenglied, welches einen elliptischen Körper (Zapfen-Ellipsoid) und einen in die Schicht *b* hineinragenden Kern unterscheiden läßt. Von letzterem geht eine relativ dicke Faser aus, welche in der Schicht *c* ein Endbäumchen bildet. Die inneren Körner *H* sind bipolare Zellen, welche sowohl in die Schicht *c* wie in die Schicht *e* eine mit einem Endbäumchen aufhörende Faser entsenden; die Endbäumchen in *c* stehen mit einem Zapfendendriten, oder mit mehreren Stäbchenfaserenden in Kontakt. Die Ganglienzellen *G* empfangen ihren Nervenfaserfortsatz von einer Optikusfaser und entsenden Protoplasmafortsätze oder Fasern mit Endbäumchen in die Schicht *e*, wo sie mit den Endbäumchen der Zellen *H* in Berührung stehen. Die Schicht *d* enthält außerdem Zellen *L*, welche nur nach außen, und andere *M*, welche nur nach innen Protoplasmafortsätze oder Fasern mit Endbäumchen aussenden. Zwischen dem Sehepithel und den Optikusfasern besteht also keine direkte Verbindung, sondern mehrfache Neuronenunterbrechung, und mehrere Stäbchen wirken auf eine gemeinschaftliche innere Körnerzelle.

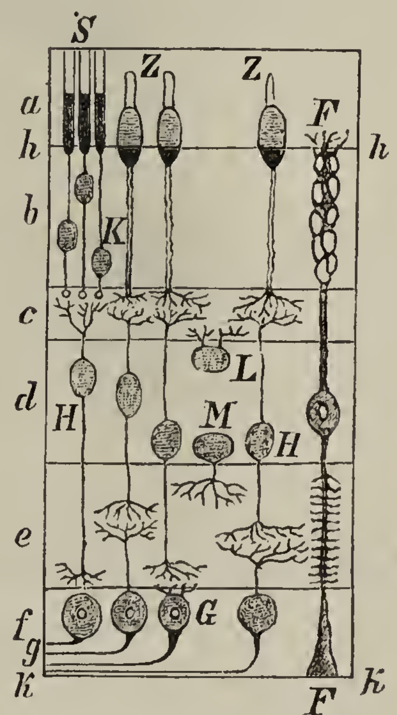


Fig. 156.

Die Zapfen werden nach der Netzhautmitte häufiger, und sind in dieser selbst alleinherrschend und beträchtlich verlängert. In der Fovea centralis sind die übrigen Netzhautschichten seitlich verzogen, so daß die Zapfenschicht fast an die Limitans interna (s. unten) grenzt. — Der Sehnerv durchbohrt, um zur Schicht *g* zu gelangen, an seiner Eintrittsstelle nicht nur die Sklera und die Chorioidea, sondern auch die inneren Netzhautschichten.

Fig. 157 zeigt schematisch diese beiden besonderen Stellen der Netzhaut, jede etwa zur Hälfte: es bedeutet *Gl* Glaskörper, *1* Nervenfaserschicht, *2* Ganglienschicht,

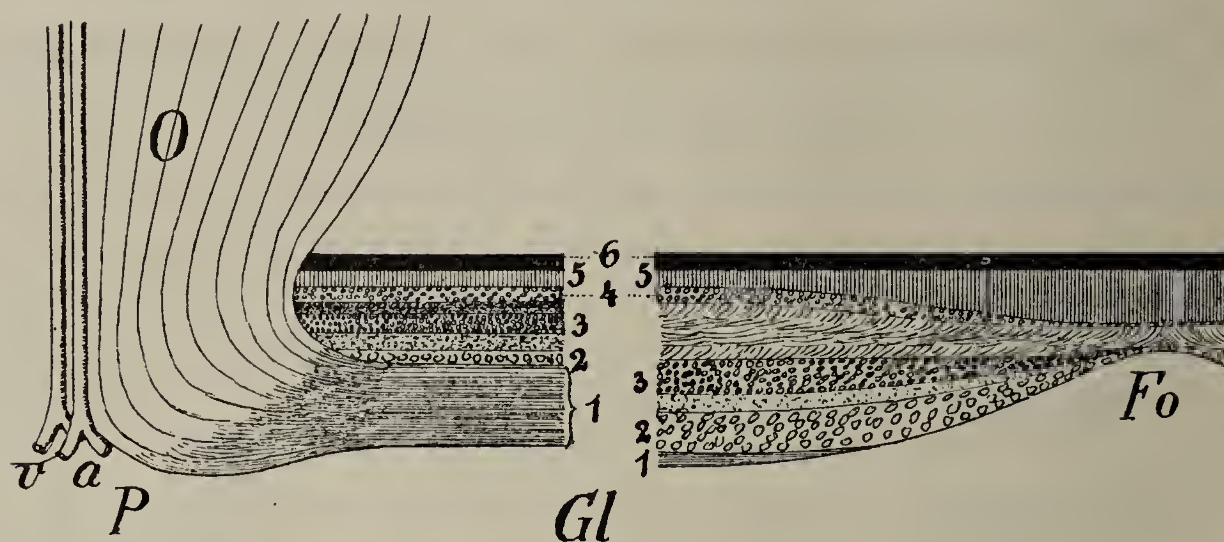


Fig. 157.

3, *4* die Körnerschichten, *5* Schicht des Sehepithels, *6* Pigmentschicht. Links Eintrittsstelle des Sehnerven *O*, mit der entsprechenden Hervorragung *P* (Papilla nervi optici), in deren Mitte die Art. und Ven. centralis retinae *a*, *v* ausmünden. Rechts Netzhautmitte mit der Fovea centralis *Fo*. Hier besteht das Sehepithel nur aus verlängerten Zapfen.

Der Sehnerv zeigt in mehrfacher Hinsicht Abweichungen vom Waller'schen Gesetz (S. 234) und von dem Neuronenschema. Nach Durchschneidung degeneriert nicht allein das zentrale Ende, was sich daraus erklären würde, daß die Ganglienschicht der Netzhaut das Spinalganglion darstellt, sondern auch das peripherische, nicht aber die übrigen Netzhautschichten. Nach längerer Zeit entarten ferner auch die sich anschließenden Hirnneuronen bis in die Okzipitalrinde; letzteres wäre allenfalls aus Inaktivität zu erklären. Aber andrerseits entarten nach Rindenexstirpation auch die Optikusneuronen bis zur Ganglienschicht der Netzhaut. Für diese Tatsachen fehlt noch die Aufklärung.

Das Stützsystem der Netzhaut bilden die Müller'schen Fasern *FF* Fig. 156, welche von der inneren Grenze der Sehepithelschicht (Membr. limitans externa *hh*) bis zur inneren Netzhautgrenze (Membr. limitans interna *kk*) reichen, an welcher sie verbreitert enden; sie sind den Gliazellen des Rückenmarks analog, haben eine Zelle mit Kern in der Schicht *d*, und tragen in der Schicht *b* Eindrücke der äußeren Körner. In die Epithelschicht senden sie Ausläufer (Faserkörbe), welche die Stäbchen-Innenglieder umfassen.

Als Aufnahmeapparate (S. 326) des Sehnerven sind die Stäbchen und Zapfen erkannt worden (H. Müller). Die Beweise sind folgende:

1. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, an welcher die Netzhaut nur aus Optikusfasern besteht, ist zur Lichtwahrnehmung unfähig; sie heißt daher der blinde (oder Mariotte'sche) Fleck. Fixiert man mit dem rechten Auge den Punkt *a* (Fig. 158) aus einer Entfernung, welche 3mal so groß wie die Linie *AB* ist, so verschwindet der Fleck *b* vollkommen; sein Bild fällt nämlich in den blinden Fleck, der etwa $3^1/_2$ mm nach

innen von der Netzhautmitte liegt, auf welche das Bild von *a* fällt. Durch das Verschwinden einer hin und her geführten Zeichenspitze kann man die Begrenzung der blinden Stelle noch genauer feststellen; sie liegt etwa in der Punktlinie *cc*, deren Vorsprünge den Gefäßabgängen entsprechen. Ueber die Rolle des blinden Flecks im Gesichtsfelde s. unten.



Fig. 158.

2. Die Sehschärfe (s. unten) ist auf der Netzhaut entsprechend der Zusammendrängung der Stäbchen und Zapfen, besonders aber der letzteren, verteilt, und ist in der Fovea centralis am größten; man schließt hieraus, daß die Zapfen ein noch vollkommneres Perzeptionsorgan sind als die Stäbchen, welche hier fehlen.

3. Die Purkinje'sche Aderfigur (s. unten) lehrt, daß die perzipierenden Netzhautelemente hinter den Netzhautgefäßen liegen, und zwar um etwa so viel wie die Stäbchen- und Zapfenschicht.

Ueber die speziellere Funktion der Stäbchen und Zapfen s. unten.

2. Veränderungen der Netzhaut selbst durch Licht.

Die Art und Weise der Umsetzung von Licht in Nervenerregung ist eine ebenso ungelöste Frage, wie die entsprechenden Fragen bei den übrigen Sinnesorganen. Jedoch ist es gelungen, in der Netzhaut wenigstens einige direkte Wirkungen des Lichtes nachzuweisen.

a. Die Veränderung der Farbe.

Die Netzhaut eines Auges, welches längere Zeit vor Licht geschützt war, hat eine purpurrote Farbe, welche ausschließlich den Außengliedern der Stäbchen angehört; durch Licht wird diese Farbe schnell gebleicht, während des Lebens aber stets wieder regeneriert (Boll, 1876). Die rote Farbe, der Netzhaut- oder Sehpurpur, ist nur im Lichte sehr vergänglich, wird dagegen durch das Absterben der Netzhaut nicht zerstört (Kühne). Die Bleichung geschieht am schnellsten durch gelb-grünes Licht, dann folgt Grün, Blau, Gelb, Orange, Violett, Ultraviolett, zuletzt Rot; Wärme beschleunigt dieselbe. Die Regeneration erfolgt unter dem Einfluß des Pigmentepithels (meist

zur Chorioidea gerechnet), bei dem jedoch das Pigment selbst nicht beteiligt sein kann, da die Regeneration auch in albinotischen Augen und auf dem Tapetum stattfindet (Kühne). Auch lange nach Durchschneidung des Sehnerven sind diese Vorgänge noch vorhanden (Holmgren). Da im Lichte gebleichte Netzhäute noch Lichtempfindung vermitteln, die Zapfen ferner des purpurnen Farbstoffs entbehren, so kann derselbe nicht das Sehen bedingen, sondern scheint nur die Erregbarkeit der Stäbchen zu erhöhen, welche ähnlichen Bedingungen unterliegt, wie die Menge des Farbstoffs (vgl. unten). Immerhin ist es möglich, daß auch das Sehen selbst auf ähnlichen photochemischen Veränderungen der Stäbchen und Zapfen beruht, die betr. Substanzen aber farblos oder höchst vergängliche Farbstoffe sind.

Von den Eigenschaften des Sehpurpurs ist noch Folgendes erwähnenswert (Kühne u. A.): Zur Untersuchung wird das Tier mehrere Stunden im Dunkeln gelassen und die Netzhaut bei Natriumbeleuchtung präpariert. Der Sehpurpur fehlt der stäbchenfreien Fovea centralis und den stäbchenlosen Reptiliennetzhäuten, allen Wirbellosen, ferner beim Menschen in den Stäbchen nahe der Ora serrata; das Kaninchen hat eine besonders purpurreiche horizontale Zone (Sehleiste). Die Bleichung, bei welcher braune und gelbe Zwischenstufen auftreten, kann zur Fixierung der Netzhautbilder benutzt werden (Optogramme), welche freilich dem Lichte nicht Stand hält. Viele chemische Agentien, ferner Temperaturen über 50° (76° sofort) zerstören den Farbstoff; dagegen hält er, wie schon bemerkt, dem Tode und selbst der Fäulnis Stand, ebenso Oxydations- und Reduktionsmitteln. In gallensauren Salzen ist er löslich. Die Regeneration erfordert im Leben beim Frosch etwa 1—2 Stunden (Anfang schon nach 20 Minuten merklich), beim Kaninchen 35 Minuten (Anfang nach 7 Minuten); beim Menschen scheint sie besonders lebhaft zu sein, da exstirpierte Augen ohne vorherige Dunkelheit Purpur zeigen. Durch Pilokarpin und Muskarin wird sie beschleunigt. Ihr rudimentäres Auftreten auch in abgelösten, also pigmentfreien Netzhäuten beweist, daß auch die isolierte Netzhaut eine farblose Vorstufe des Farbstoffs vorrätig enthält, die aber vermutlich vom Pigmentepithel geliefert ist. Auch eine Verwendung der Bleichungsprodukte zur Regeneration ist nachgewiesen, aber keineswegs Bedingung der letzteren. — Auch bei Kephalopoden hat die Netzhaut einen bleichbaren Farbstoff (Hess).

Der gelbe Farbstoff der Zapfen-Innenglieder, welcher die Macula lutea färbt, ist lichtbeständig, ebenso die Farbstoffe der verschiedenartigen Kugeln zwischen Außen- und Innenglied der Stäbchen der Vogelretina (s. unten beim Farbensehen).

b. Morphologische Veränderungen.

Beim Frosche (auch bei Kephalopoden, Hess) beobachtet man gewisse morphologische Veränderungen des Pigmentepithels durch Licht, indem die pigmenthaltigen, zwischen die Stäbchenaußenglieder eindringenden Fortsätze im Lichte anschwellen und an Pigment reicher werden (Boll, Angelucci), ein Vorgang, der mit der purpurregenerierenden

Funktion der Zellen höchst wahrscheinlich in Zusammenhang steht (Kühne).

Außerdem ist an Fröschen und Fischen folgende Veränderung der Zapfen durch Licht festgestellt worden (Engelmann & v. Genderen Stort): Die Innenglieder derselben verkürzen und verdicken sich durch Licht, und verlängern und verdünnen sich im Dunkeln, und zwar auch wenn das Licht nicht das Auge selbst, sondern das andere Auge oder die Körperoberfläche trifft; dasselbe gilt von den Veränderungen des Pigmentepithels. Beide Bewegungen werden durch den Sehnerven vermittelt, welcher also auch zentrifugale Funktionen hat; nach Abtrennung des Gehirns wirkt das Licht nur noch auf die direkt beleuchtete Netzhaut (bestritten von E. Fick). Die physiologische Bedeutung der Erscheinung ist trotz mancher noch festgestellter Details (Angelucci u. A.) noch nicht aufgeklärt.

c. Galvanische Vorgänge.

Am unversehrten Auge beobachtet man in der Ruhe und im Lichte Ströme, welche von der Netzhaut herrühren (Holmgren; Dewar & M'Kendrick). An der isolierten Netzhaut findet sich Folgendes (Kühne & Steiner): Die Faserseite verhält sich in der Ruhe positiv gegen die Stäbchenseite (im Folgenden ist dieser Strom als einsteigend bezeichnet). Durch Licht tritt in der Froschnetzhaut, auch wenn der Ruhestrom fehlt, ein zuerst einsteigender und dann aussteigender Strom auf; beim Aufhören des Lichtes von neuem ein einsteigender. Diese Ströme fehlen, wenn das Licht sehr allmählich einwirkt oder schwindet. An purpurlosen Netzhäuten tritt nur der aussteigende Strom auf, ebenso an der Kaninchennetzhaut (hier sehr vergänglich); am unversehrten Augapfel dagegen macht sich nur die einsteigende Phase geltend, die aussteigende scheint also nur der abgelösten und geschädigten Netzhaut zuzukommen.

Die Netzhautströme lassen sich auch bei Ableitung von Haut und Auge beobachten, und reflektorische Schwankungen von der Haut und vom andern Auge aus können auf diesem Wege beobachtet werden (Engelmann & Grijns). Die durch Licht auftretende positive Schwankung hat eine Latenzzeit von 0,0004—0,006 und eine Dauer von 0,001—0,018 sek, die negative Schwankung dauert 0,014—0,024 sek (Fuchs). Nach Adaptation an die Dunkelheit (S. 408) sind die Ströme stärker (Himstedt & Nagel). Ueber die Bedeutung und speziellere Ursache derselben ist nichts Sicheres bekannt.

3. Die Lichtempfindungen.

Die Lichtempfindungen, welche durch Einwirkung von Licht auf die Stäbchen und Zapfen, oder durch Einwirkung allgemeiner Nervenreize

auf den Sehnerven oder seine Ausbreitung in der Netzhaut, ausgelöst werden können, werden nach Helligkeit und Farbe unterschieden; die Empfindung mangelnder Erregung wird als Schwarz bezeichnet.

a. Die Helligkeitsempfindung.

Die Helligkeit oder Intensität der Lichtempfindung hängt in erster Linie von der Intensität des einwirkenden Lichtes, d. h. von der lebendigen Kraft der Aetherschwingung oder vom Quadrate ihrer Geschwindigkeit beim Durchgang durch die Gleichgewichtslage ab; außerdem aber von der Erregbarkeit der Netzhaut, welche schon während einer konstanten Einwirkung rasch abnimmt, so daß ein helles Objekt bei beständiger Betrachtung immer dunkler erscheint.

Diese Ermüdung der Netzhaut zeigt sich am deutlichsten in der Erfahrung, daß nach längerem Aufenthalt im Hellen die Netzhaut in dunkleren Räumen fast unempfindlich ist, alsbald aber immer deutlicher die Gegenstände erkennt (Adaptation, Aubert), d. h. sich von ihrer Ermüdung erholt; die hohe, hierdurch erreichte Erregbarkeit zeigt sich darin, daß das helle Licht jetzt unangenehm, blendend wirkt. Eine zweite aus der Ermüdung erklärbare Erscheinung sind die negativen Nachbilder (s. unten).

Das Auge adaptiert sich überhaupt allmählich an jeden beliebigen Helligkeitsgrad, d. h. es erlangt einen um so niedrigeren Erregbarkeitsgrad, je heller die Beleuchtung; dem entspricht auch die Tatsache, daß die schließliche Pupillenweite immer ziemlich dieselbe ist, nämlich $3^1/_2$—4 mm (Schirmer).

Die absolute Helligkeit ist ohne Einfluß auf die relative Ermüdung, letztere wirkt nur so, als ob das objektive Licht um einen Bruchteil seiner Intensität vermindert würde (Helmholtz). Die Ermüdung während konstanter Einwirkung verläuft anfangs steiler als weiterhin (Fick, Exner), und ähnlich verhält sich auch die Ermüdung im Laufe des Tages. Der ganze Tagesverlust beträgt nur etwa 50 pCt., weil das Auge fortwährend Gelegenheit zur Erholung hat; des Morgens ist der Einfluß der Ermüdung am stärksten (Fick & C. F. Müller). Im Zentrum der Netzhaut tritt sie schneller ein als an der Peripherie (Aubert).

Die Netzhauterregung hängt ferner von der Dauer des Lichteindrucks auch insofern ab, als sie nicht sofort in voller Stärke auftritt, sondern erst in einer gewissen, annähernd gradlinigen Kurve ihr Maximum erreicht (Kurve des Anklingens, Fick, Exner), so daß sehr kurze Einwirkungen überhaupt die volle Erregung nicht zustande kommen lassen, und ein schwächeres Licht durch längere Einwirkung dieselbe scheinbare Helligkeit erlangen kann wie ein helleres bei kürzerer Dauer. Nach dem

Maximum sinkt die Erregung, wie schon erwähnt, durch Ermüdung herab. Nach dem Aufhören des Lichtes hört ferner die Erregung nicht momentan auf, sondern klingt in einer gewissen Kurve ab; hierin liegt die Ursache der positiven Nachbilder (s. unten).

Nach einem momentanen Lichteindruck findet oft ein oszillatorisches Abklingen statt, so daß Hell- und Dunkelempfindung abwechseln (Hess, Charpentier u. A.); vgl. auch unten bei den Nachbildern. Daß sehr schwache Eindrücke zuweilen periodisch erlöschen und wieder auftauchen (Lange, Münsterberg u. A.), scheint auf Schwankungen der Aufmerksamkeit zu beruhen (Eckener).

Bei rasch intermittierendem Lichte entsteht im Allgemeinen wegen der positiven Nachbilder eine gleichmäßige Helligkeit, deren Betrag so groß ist, als ob die ganze Lichtwirkung gleichmäßig auf die Zeit verteilt wäre (Talbot). Indessen mischen sich die Wirkungen des An- und Abklingens und der Ermüdung komplizierend ein.

Wenn eine Scheibe wie die in Fig. 159 dargestellte sehr schnell rotiert, so erscheinen dem Talbot'schen Satze entsprechend, die drei konzentrischen Ringe in gleich hellem Grau. Bei langsamerer Drehung kann man aber erreichen, daß einer der Ringe, obwohl noch Fusion von Weiß und Schwarz für ihn eintritt, abweichend vom Talbot'schen Satze heller grau erscheint, als die nach außen angrenzenden (die nach innen folgenden zeigen dann keine Fusion). Es ist dies der Fall, wenn in dem betr. Ringe Weiß 17—18 mal pr. sek erscheint (Brücke). Anscheinend ist bei dieser Frequenz die Beziehung zwischen Reizdauer und Erholungsdauer für den Gesamteffekt am günstigsten. An der Grenze der Fusion tritt bei solchen Versuchen Flimmern und Farbenerscheinungen auf. Sind die Sektoren eines Ringes bei gleichem Summenverhältnis nicht gleichmäßig verteilt, so erfordert die Fusion größere Umdrehungsgeschwindigkeit (Schenck).


Fig. 159.

Auch der Umfang der Netzhauterregung hat auf den Intensitätseffekt Einfluß. Für kleine Einwirkungszeiten muß das Objekt, um wahrnehmbar zu sein, um so größer sein, je kleiner die Lichtintensität. Je heller und größer ferner die Netzhautbilder sind, um so weniger Zeit ist zu ihrer Wahrnehmung nötig, jedoch nimmt die erforderliche Zeit nur in arithmetischer Progression ab, wenn Beleuchtungsintensität und Größe der Netzhautbilder in geometrischer Progression zunehmen (Exner).

Für die Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden ist die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes (S. 330) mindestens zweifelhaft. Einige bestreiten sie ganz, andere lassen sie nur innerhalb gewisser Grenzen gelten. Als absolute Reizschwelle wird 29.10^{-9} Normalkerze angegeben (Henry, vgl. auch S. 364).

b. Die Farbenempfindung.

1) Begriff und Grenzen.

Die als Farben bezeichneten Qualitätsempfindungen sind von der Wellenlänge des einwirkenden Lichtes abhängig. Das Spektrum zeigt nebeneinander eine unendliche Zahl von Farben (Wellenlängen), zwischen den FRAUNHOFER'schen Linien A ($\lambda = 761{,}7\ \mu\mu$*]) und H ($392{,}9\ \mu\mu$). Das ultrarote Licht erregt die Netzhaut nicht, sondern kann nur durch seine erwärmenden Wirkungen auf die thermoelektrische Säule nachgewiesen werden; das ultraviolette Licht, von H bis R ($310{,}8\ \mu\mu$) und weiter, am besten durch seine photochemische Wirkung nachweisbar, ist bei Abblendung des übrigen Spektrums schwach sichtbar, und zwar mit lavendelgrauer Farbe (HELMHOLTZ). Die ohne weiteres sichtbaren Farben umfassen also nicht ganz eine Oktave, und die überhaupt sichtbaren eine kleine Sext mehr; der Umfang ist demnach viel kleiner als beim Gehörorgan.

Man nimmt allgemein an, daß Licht-, Wärme- und chemische Strahlen nur verschiedene Wirkungen desselben oszillatorischen Vorganges sind. In Fig. 160 sind auf der Abszissenaxe Wellenlängen angegeben, und zwar für ein prismatisches Spektrum, daher nicht den Abszissen proportional (für ein Gitterspektrum würde letzteres der Fall sein und die Gestalt der Kurven demgemäß ganz anders werden).

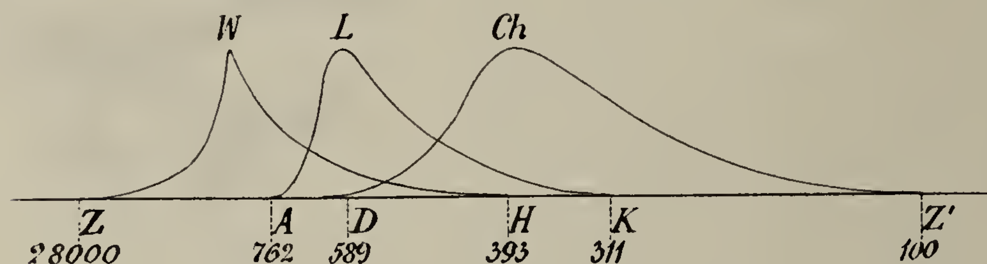


Fig. 160. (Statt K muß es R heißen.)

A—H ist die Länge des sichtbaren Spektrums, wozu noch der schwach sichtbare Teil HR kommt, und L die ungefähre Kurve der Größen des optischen Eindrucks. Dagegen ist W die ungefähre Kurve der thermischen Wirkungen, also AZ der Bereich des Ultrarot, nach der äußersten Angabe bis 28000 $\mu\mu$ reichend; ebenso Ch die Kurve der chemischen (photographischen) Wirkungen, und HZ' das Ultraviolett, nach der äußersten Angabe bis 100 $\mu\mu$ sich erstreckend; alle Grenzwerte werden äußerst verschieden angegeben. Der ganze Bereich ZZ' umfaßt über 8 Oktaven. Möglicherweise sind die Röntgenstrahlen Licht von noch kleinerer Wellenlänge als Z'.

Die Unsichtbarkeit der ultraroten Strahlen hat zur Untersuchung der Diathermansie der Augenmedien geführt, wobei sich ergeben hat, daß letztere über 90 pCt. der Wärmestrahlen absorbieren (BRÜCKE, JANSEN). In Bezug auf die einzelnen Spektralteile verhält sich die Diathermansie der Augenmedien etwa wie die des Wassers (FRANZ); es wird sonach von den ultraroten Strahlen noch soviel durchgelassen, daß man ihre Unsichtbarkeit nur durch ihre Unfähigkeit die Retina zu erregen erklären kann. — Die geringe Wirkung der ultravioletten Strahlen (sie haben nur etwa

*) 1 $\mu = 0{,}001$ mm; 1 $\mu\mu = 0{,}000001$ mm.

$^1/_{1200}$ der Wirkung, welche der wahren Intensität entspräche; letztere kann man durch Photographie oder besser durch Fluoreszenz ermessen, indem man z. B. das ultraviolette Licht in Chininlösung eintreten läßt) rührt nicht etwa von besonderer Absorption dieser Strahlen durch die Augenmedien her, welche allerdings vorhanden (Brücke), aber viel zu gering ist (Donders), sondern beruht ebenfalls auf Unempfindlichkeit der Netzhaut selbst. Da die Netzhaut ein wenig fluoresziert (Setschenow u. A.), d. h. die Wellenlänge des eingeführten Lichtes vergrößert, so könnte die Wahrnehmung der ultravioletten Strahlen vielleicht nur eine solche des Fluoreszenzlichtes sein (Helmholtz). — Die Röntgenstrahlen sind nach den meisten Beobachtern unsichtbar, und bleichen auch den Sehpurpur nicht (Fuchs & Kreidl). Die vom Radium ausgesandten Becquerelstrahlen bewirken Fluoreszenz der Augenmedien, und können dadurch Lichtempfindung hervorrufen (Himstedt & Nagel).

Die Erkennung der Farbe erfordert eine stärkere Einwirkung als die des Lichtes überhaupt. Das farbige Objekt erscheint farblos bei zu schwacher Beleuchtung, bei zu kurzer Betrachtung oder bei zu kleinem Sehwinkel. Die einzelnen Farben zeigen in all diesen Hinsichten erhebliche Unterschiede; am schwersten wirkt in jeder der genannten Beziehungen Rot ein. Auch bei immer hellerer Beleuchtung wird der Farbeneindruck neutraler, weißlicher, und zuletzt farblos, weiß; am leichtesten geht Gelb in Weiß über. Ferner ist das Farbenerkennungs- und -Unterscheidungsvermögen in der Netzhautmitte am schärfsten und nimmt nach der Peripherie ab, und zwar nach der lateralen Seite der Netzhaut schneller als nach der medialen; auch in dieser Hinsicht liegen die Grenzen für die verschiedenen Farben verschieden; die Peripherie kann Rot nicht erkennen (Purkinje, v. Wittich, Aubert u. A.). Als pathologische Erscheinung kommt häufig ein mangelhaftes Farbenunterscheidungsvermögen vor, besonders Rotblindheit (Daltonismus), d. h. gänzliche Unempfindlichkeit für rotes Licht und die rote Komponente gemischten Lichtes (s. auch unten).

Daß Rot die am schwersten erregende Farbe ist, zeigt sich auch darin, daß bei Sehnervenatrophie Rotblindheit vor völliger Blindheit eintritt (Benedict, Leber), daß im Rot das Intensitätsunterscheidungsvermögen am geringsten ist (Lamansky), daß sehr rasch intermittierendes weißes Licht (S. 409) grünlich erscheint, weil seine rote Komponente nicht zur Geltung kommt (Brücke), u. s. w. Die am stärksten erregende Farbe ist nach der nötigen Beleuchtungsdauer und der scheinbaren Helligkeit das Gelb, demnächst Blau (Vierordt; Burckhardt & Faber). Die äusserste Netzhautzone erkennt dagegen nur Blau.

Die Angaben über die Lage des Helligkeitsmaximums im Spektrum sind sehr schwankend; jedenfalls liegt es zwischen 530 und 600 $\mu\mu$. Bei schwächster Beleuch-

tung erkennt man Blau weit leichter als andere Farben, besonders Rot (sog. PURKINJEsches Phänomen).

Für die zeitlichen Verhältnisse der Empfindung gelten bei den Farben ähnliche Gesetze wie beim Sehen überhaupt (S. 408); die Kurve des An- und Abklingens hat ähnliche Form wie dort, ist aber für die einzelnen Farben verschieden (KUNKEL), vgl. unten, S. 417.

2) Die Farbenmischung.

Farbige Komponenten können Weiß oder Grau (d. h. ein weniger intensives oder mit Schwarz gemischtes Weiß) geben, nicht bloß durch objektive Mischung, sondern auch durch Vermischung ihrer Eindrücke auf das Auge, und das Resultat der physiologischen Mischung zweier oder mehrerer Farben ist überhaupt immer gleich dem Eindruck der objektiven Mischung. Es ist z. B. gleichgültig, ob zwei Spektralfarben objektiv durch Deckung zweier Spektra oder ihrer Netzhautbilder, oder physiologisch durch rasch abwechselnde Einwirkung auf die gleiche Netzhautstelle (durch den Farbenkreisel) zur Mischung gebracht werden. Weiß entsteht nicht allein durch Mischung sämtlicher Spektralfarben in dem Intensitätsverhältnis, wie sie im Spektrum enthalten sind, sondern kann auch durch Mischung von je zwei Spektralfarben erhalten werden, welche man dann Komplementärfarben nennt. Nicht komplementäre Spektralfarben geben immer als Mischfarbe eine zwischen ihnen liegende Spektralfarbe, jedoch mit weißlicher Beimischung, welche um so stärker ist, je näher die beiden Farben dem komplementären Verhältnis stehen. Die Mischung der äußersten Spektralfarben, Rot und Violett, gibt jedoch Farben, welche im Spektrum nicht vorkommen, und welche man als Purpur bezeichnet. Die Purpurtöne sind zugleich die Komplementärfarben für die gelbgrünen Spektraltöne, während alle übrigen Spektralfarben ihre Komplementärfarben im Spektrum selbst haben. Die Purpurfarben, zwischen ihre Komponenten Rot und Violett eingeschaltet, bilden also gleichsam eine Ergänzung des Spektrums zu einem Ringe (Fig. 163), in welchem die Komplementärfarben einander gegenüberliegen. (NEWTON, GRASSMANN, HELMHOLTZ, MAXWELL.)

Um dieselbe Netzhautstelle gleichzeitig mit zwei Farben, z. B. des Spektrums zu beleuchten, sieht man durch eine zum Spektrum vertikal gestellte Glasplatte auf die eine Farbe, während man zugleich durch dieselbe Platte das Spiegelbild einer anderen Spektralfarbe empfängt; oder man entwirft objektiv oder mittels besonderer Spektroskope zwei Spektra über einander, welche sich teilweise decken und der Länge nach gegen einander verschiebbar sind (HELMHOLTZ). Ferner kann man den SCHEINERschen Versuch so modifizieren, daß man in die beiden kleinen Oeffnungen zwei ver-

schieden gefärbte Gläser bringt: akkommodiert man nun so, daß die beiden verschieden gefärbten Zerstreuungskreise sich teilweise decken, so wird die gemeinschaftliche Stelle der Retina von gemischtem Licht beschienen (Czermak).

Der Farbenkreisel beruht auf einem dem Talbot'schen Satze (S. 409) analogen Prinzip. Hat eine Scheibe farbige Sektoren, so wirkt bei hinlänglich schneller Umdrehung jeder Sektor so, als wenn sein farbiges Licht gleichmäßig auf die ganze Umdrehungszeit verteilt wäre, und man erhält daher einen Mischeindruck aller Sektorfarben im Verhältnis der Sektorenwinkel. Um das Winkelverhältnis zweier Farben rasch ändern zu können, macht man nach Maxwell in den beiden farbigen Papierscheiben einen radialen Schlitz, und fügt sie so in einander wie Fig. 161 es veranschaulicht (nur der Deutlichkeit halber ist das Blatt A größer dargestellt als B); das Verhältnis der wirksamen Sektoren a und b läßt sich dann jederzeit beliebig ändern. Zur Fusion der Farben genügt um so langsamere Drehung, je öfter beide Farben auf der Scheibe abwechseln; zur Fusion der Farben a und b muß also die Scheibe Fig. 161 dreimal so schnell rotieren als die Scheibe Fig. 162.

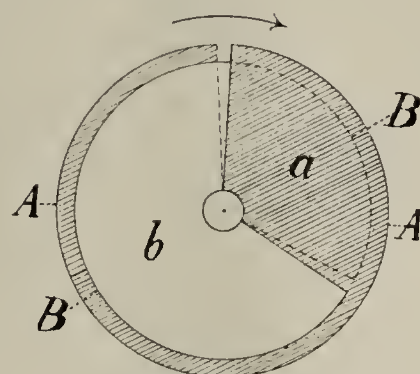


Fig. 161.

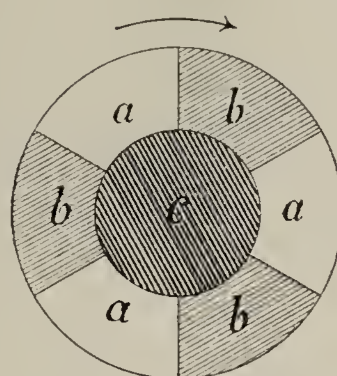


Fig. 162.

Dagegen ist die Mischung, welche der Maler auf der Palette herstellt, keine Farbenmischung in physikalisch-physiologischem Sinne. Bringt man eine solche Mischung aus gleichen Teilen einer blauen und einer gelben Oel- oder Wasserfarbe auf das Feld c der Scheibe Fig. 162, und auf die Felder a, b diese Farben selbst, so erscheint das Feld c dunkelgrün, der äußere Rand dagegen bei der Rotation in der viel helleren wirklichen Mischfarbe. Dies erklärt sich folgendermaßen: Eine gesättigt blaue Glasscheibe würde nur blaues, eine gelbe nur gelbes Licht durchlassen, beide hintereinander gehalten also gar kein Licht: man sieht aber meist ein dunkles Grün, weil beide Scheiben nebenbei etwas Grün durchlassen. Gepulvert würden beide Scheiben einen blauen resp. gelben Farbstoff darstellen, und ihre Mischung ebenfalls ein dunkles Grün liefern.

Um die Mischfarbe zweier Pigmente, wie sie auf dem Farbenkreisel erscheint, zu definieren, sucht man auf einer zweiten Sektorenscheibe (meist läßt man eine kleinere die erste konzentrisch zum Teil decken) das entsprechende Pigment mit soviel Weiß und Schwarz zu mischen, bis der Eindruck bei der Rotation derselbe ist. Man erhält so sog. Farbengleichungen, von welchen folgende Beispiele angeführt werden:

141° Grün + 219° Rot = 73° Gelb + 52° Weiß + 235° Schwarz
212° Blau + 148° Orange = 248° Fuchsin + 18° Weiß + 94° Schwarz
165° Rot + 73° Blau + 122° Grün = 100° Weiß + 260° Schwarz.

Allgemeiner lassen sich die Resultate der Farbenmischung konstruktiv darstellen, indem man das Spektrum in schon erwähnter Weise durch die Purpurtöne zu einem geschlossenen Ringe ergänzt. Verlegt man nun in die Mitte dieses geschlossenen Feldes (Fig. 163) das Weiß, und füllt man das Feld in der Weise farbig aus, daß jeder Sektor von einer Spektralfarbe zum Weiß die Mischungen derselben

mit Weiß in allen Verhältnissen enthält (so daß die Farbe nach dem Weiß zu immer weißlicher wird), so kann das Schema zur unmittelbaren Auffindung des Mischeindrucks bei gegebenen Komponenten dienen. Denkt man sich nämlich in die den farbigen Komponenten entsprechenden Punkte Massen gelegt, deren Größen den Intensitäten derselben entsprechen, und sucht man den gemeinsamen Schwerpunkt derselben auf, der natürlich innerhalb des ebenen Feldes liegen muß, so bezeichnet der Ort desselben den gesuchten Mischeindruck. Man sieht sofort, daß der Mischeindruck zweier Spektralfarben in der sie verbindenden Graden liegen muß, und daß er (vgl. oben) einer zwischenliegenden Spektralfarbe, mit Weiß gemischt, entspricht; daß ferner die Beimischung von Weiß um so stärker wird, je mehr die beiden Ingredientien einander diametral gegenüberliegen; daß endlich jede durch das Weiß selbst gelegte Grade zwei Komplentärfarben verbindet. Die Gestalt der umgebenden Kurve und die Lage des Weiß muß deshalb so gewählt werden, daß letzteres immer in der Verbindungslinie zweier Komplementärfarben und zwar immer derjenigen Farbe näher liegt, welche relativ stark vertreten sein muß, um mit ihrer Komplementärfarbe Weiß zu geben. Ueber die Bedeutung des äußeren Dreiecks $RGrV$ s. unten S. 417f.

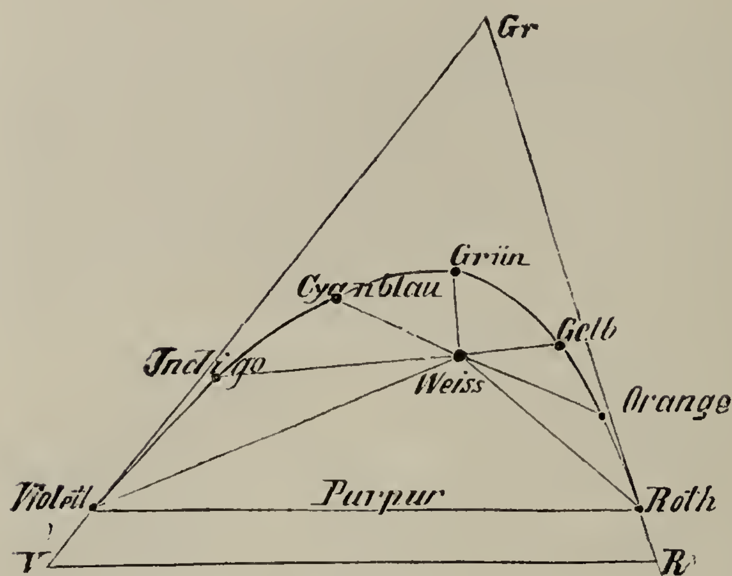


Fig. 163.

c. Die Nachbilder und der sukzessive Kontrast.

Die Nachwirkung der Netzhauterregung (S. 409) erzeugt ein **Nachbild**, welches an der erregten Netzhautstelle haftet, und daher beim Bewegen des Auges demselben stets folgt, indem es immer nach dem Projektionsgesetz (s. unten) im Raume erscheint. Die Nachbilder sind besonders stark und anhaltend nach intensiven und lange anhaltenden Eindrücken, z. B. nach dem Betrachten hell beleuchteter Fensterscheiben. Auf Nachbildern, welche während einer ganzen Umdrehung beharren, beruht der feurige Kreis beim Herumschwingen einer glühenden Kohle, ebenso der schon angeführte Farbenkreisel. Beim **Lebensrad** und dessen Modifikationen (Schnellseher, Kinetoskop), wird eine Bewegung in einer Reihe von Phasenbildern dem Auge vorgeführt; das Nachbild braucht hier nur bis zum Erscheinen des nächsten Bildes zu persistieren.

Ein gegebenes Nachbild hält länger an, wenn durch die geschlossenen Lider etwas Licht ins Auge fällt, als in völliger Dunkelheit (Jeffries). Nach einem momentanen Lichtreiz kann das Nachbild bis $^3/_4$ sek bestehen (Ellis).

Nach starken Eindrücken ist das Nachbild häufig **negativ**, d. h. es

ist in ihm Hell und Dunkel vertauscht, z. B. erscheinen nach Betrachtung eines Fensters im Nachbilde oft die Scheiben dunkel, die Stäbe hell. Zuweilen ist das Nachbild auch abwechselnd negativ und positiv. Farbige Objekte erscheinen im Nachbilde bald positiv, d. h. gleichfarbig, bald negativ, d. h. in der Kontrastfarbe: grünlichblau nach Rot, violett nach Gelb, orange nach Blau, und umgekehrt. Die Kontrastfarbe ist immer diejenige, welche die primäre zu dem gewöhnlichen Tageslicht (das nicht rein weiß, sondern ein wenig rötlich ist) ergänzt, also sehr nahe die Komplementärfarbe der primären (Brücke). Auch weißes Licht erscheint nach einem farbigen Eindrucke in der Kontrastfarbe; legt man z. B. auf eine weiße Fläche ein gefärbtes Papierstück, starrt dies eine Zeit lang an und blickt dann auf die weiße Fläche, so erscheint hier ein Nachbild von der Gestalt des gefärbten Stücks, in der Kontrastfarbe. Der Nachbildkontrast wird als sukzessiver Kontrast bezeichnet.

Nach sehr hellen weißen Eindrücken, z. B. nach einem Blick in die Sonne, treten farbige Nachbilder von wechselnden Farben auf.

d. Der simultane Kontrast.

Weiße Objekte auf dunklem Grunde erscheinen von einem sehr schwarzen Hofe umgeben; ebenso schwarze Objekte auf hellerem Grunde von einem sehr hellen Hofe. Ein helles Gitter mit schwarzen Feldern zeigt auf den Kreuzungspunkten im indirekten Sehen dunklere Flecken, weil hier die schwarze Nachbarschaft für jeden weißen Streifen unterbrochen ist. Erzeugt man mittels des Farbenkreisels konzentrische graue, stufenweise dunkler werdende Ringe, so erscheint jeder gegen den dunkleren Nachbarring heller, gegen den helleren dunkler abschattiert.

Nicht nur Helligkeiten, sondern auch Farben erscheinen durch den Einfluß des angrenzenden Feldes modifiziert. Sind z. B. die Ringe des letztgenannten Versuches, statt aus Weiß und Schwarz, aus Rot und Blau zusammengesetzt, so erscheint jeder violette Ring an der Grenze des röteren Violetts blauer, an der Grenze des blaueren Violetts röter. Graue Felder auf farbigem Grunde erscheinen in der Kontrastfarbe, z. B. Maulwurfshügel auf grüner Wiese rötlich, weiße Wolken auf blauem Himmel gelblich. Ein Gegenstand, der von (gelbem) Lampen- und Mondlicht gleichzeitig beleuchtet ist, wirft zwei farbige Schatten: der Schatten des Lampenlichtes erscheint blau, der Mondschatten gelb.

Die farbigen Schatten drängen sich besonders auf, wenn ein Tischtuch zugleich von einer Glühstrumpf- und einer Petroleumlampe beleuchtet ist. Eine eigentümliche Täuschung durch simultanen Helligkeitskontrast ist folgende (Exner): Sieht man in einem durch ein flackerndes Licht beleuchteten Zimmer durch ein Fenster auf den

Nachthimmel, so scheint nicht das Zimmer, sondern der Himmel seine Helligkeit zu wechseln (wie durch Wetterleuchten); d. h. wenn der dominierende Teil des Grundes seine Helligkeit ändert, so kann diese konstant erscheinen und der vom Wechsel ausgeschlossene Teil entgegengesetzten Wechsel zeigen.

e. Theorien der Licht- und Farbenempfindung und der Kontraste.

1) Allgemeines.

Die farblosen Lichtempfindungen, Weiß, Grau, Schwarz, können aus verschiedenen Graden von Erregung desselben Organs hergeleitet werden. Schwarz wäre dann die Empfindung des Ruhezustandes, positives Nachbild die Nachwirkung des Erregungszustandes, negatives Nachbild die Wirkung der Ermüdung, welche die vorher am stärksten erregten Netzhautelemente gegen schwaches Licht unerregbarer macht, und daher im Nachbilde relativ dunkle Stellen hervorbringt. Alternierende Positivität und Negativität kann aus dem Kampfe zwischen abklingender Erregung und Ermüdung erklärt werden. Zur Erklärung des simultanen Helligkeits-Kontrastes müßten dann psychologische Momente hinzugezogen werden. Das Urteil über absolute Helligkeit ist überhaupt äußerst unsicher und auf Vergleichung angewiesen, bei welcher sich die Gegensätze besonders aufdrängen; daher wird Grau neben Schwarz relativ weiß, neben Weiß relativ schwarz erscheinen müssen. Auch beim sukzessiven Kontrast kann neben dem oben angeführten Prinzip das psychologische eine Rolle spielen.

2) Die Young-Helmholtz'sche Theorie.

Die Theorie des Farbensehens hat mit der Tatsache zu rechnen, daß jede Farbenempfindung sich durch Mischung von drei Grundempfindungen reproduzieren läßt, und es ist nun nur ein kleiner Schritt weiter, überhaupt alle Farbenempfindungen als aus drei Grundempfindungen zusammengesetzt zu betrachten, deren Qualität gegeben und konstant ist, deren Intensitätsverhältnis aber variiert. Es ist dann leicht, auch dem Prinzip der spezifischen Energie Genüge zu leisten, indem man für jede der drei Grundempfindungen ein besonderes perzipierendes Element annimmt, welches ausschließlich oder hauptsächlich durch Eine Grundfarbe erregt wird und durch seine Nervenfaser den Eindruck dieser Farbe hervorbringt; Weiß entsteht durch gleichzeitige und gleich starke Erregung aller drei Elemente (Th. Young, Helmholtz). Diese Theorie hat, gegenüber der analogen für das Ohr, nur die Schwierigkeit, daß dies Multiplum von Nervenendigungen sich an jeder farbenperzipierenden Netzhautstelle wiederholen muß. Welche drei Grundfarben man annehmen will, ist von

geringerer Bedeutung; offenbar ist es am natürlichsten, sie möglichst distant zu wählen, etwa die beiden Endfarben und die mittlere Farbe des Spektrums, also Rot, Grün und Violett.

Die Young'sche Theorie erklärt vor Allem die Identität der objektiven und subjektiven Farbenmischungen, da es gleich sein muß, ob ein gewisses Intensitätsverhältnis der drei Erregungen durch gleichzeitige oder durch alternierende Erregung der drei Fasergattungen hervorgebracht wird; ferner das Weißlichwerden der Mischung distanter Farben, da die gleichzeitige, wenn auch ungleich starke Erregung aller drei Fasergattungen immer ein gewisses Quantum Weiß einführen muß; ferner den Uebergang der Farben in Weiß bei zunehmender Lichtintensität: wird nämlich angenommen, was auch aus anderen Gründen wahrscheinlich ist, daß jede Young'sche Faser durch eine Grundfarbe nicht ausschließlich, sondern nur hauptsächlich erregt wird, etwa wie es die 3 Kurven der Fig. 164 angeben (deren Abszissenaxe das Spektrum, deren Ordinaten die Erregungsintensitäten darstellen), so erregt jede Farbe alle drei Fasern, nur in ungleichem Grade, und erscheint daher schon an sich etwas weißlich; bei zunehmender Intensität aber erreichen alle Erregungen schließlich ihr Maximum und werden daher gleich groß, so daß Weiß entsteht. Die Farbenblindheit endlich erklärt sich durch relative oder absolute Unerregbarkeit einer Fasergattung, besonders der rotempfindenden, welche ja schon normal am schwersten erregbar erscheint (S. 411).

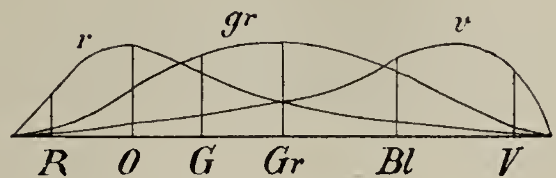


Fig. 164.

Die oben angeführten Unterschiede in der Intensität der Farbeneindrücke und im An- und Abklingen erscheinen nunmehr als Verschiedenheiten der drei Fasergattungen. Sehr gut erklärt sich auf diese Weise das wechselnd farbige Abklingen nach intensivem Weiß (S. 415); denn die ursprünglich gleiche Erregung der drei Elemente muß durch die Verschiedenheit der Kurven ihres Abklingens ungleich, also farbig werden, und aus dem zeitlichen Wechsel der dominierenden Farbe kann man auf den Verlauf der Abklingkurven Schlüsse ziehen; Rot z. B. klingt anfangs am steilsten ab, persistiert aber länger als die übrigen Komponenten.

Auf Grund der Young'schen Theorie läßt sich die konstruktive Uebersicht der Fig. 163 noch vervollständigen; jeder Farbeneindruck des dargestellten Feldes liegt nicht allein im Schwerpunkt seiner reellen Komponenten, sondern muß auch als Schwerpunkt dreier Erregungen der Young'schen Fasern dargestellt werden können. Zu diesem Zwecke müssen diesen Erregungen Orte in der Ebene der Zeichnung, und zwar außerhalb des Farbenfeldes, erteilt werden, z. B. in *R*, *Gr*, *V*. Weiß muß im geometrischen

Schwerpunkt des Dreiecks $RGrV$ liegen (die Figur ist hierin ungenau). Der außerhalb des reellen Farbenfeldes liegende Teil des Dreiecks umfaßt solche Farbenempfindungen, welche nur subjektiv, z. B. beim Abklingen weißen Lichtes, zustande kommen, weil durch reelle Farben so große Ungleichheit der drei Erregungen nicht vorkommt. Bei absolut Rotblinden würden alle Farbenempfindungen in die Linie GrV fallen; doch ist das Vorkommen absoluter Rotblindheit unwahrscheinlich, es scheint sich nur um graduelle Verstärkung eines schon normal vorhandenen Verhaltens zu handeln. Neuerdings unterscheidet man unter den Farbenblinden Mono- und Dichromaten, während man die Normalen als Trichromaten bezeichnet.

Der sukzessive Farbenkontrast kann analog dem S. 416 Gesagten durch Ermüdung der am stärksten erregten Young'schen Elemente erklärt werden; Weiß oder Grau muß dann annähernd in der Komplementärfarbe erscheinen. Der simultane Farbenkontrast wird wieder (vgl. S. 416) psychologisch erklärt: neben einem Felde, in welchem ein Young-sches Element vorzugsweise erregt ist, erscheint die ihm entsprechende Komponente des Weiß durch Vergleichung geschwächt, und die anderen, durch den Mangel der Erregung im primären Felde, verstärkt.

Diese Erklärung versagt indes gegenüber folgender Erscheinung (Hering): Ein graues Feld erscheint auf rötlichem Grunde auch dann grün, wenn der Grund durch binokulare Farbenmischung (indem der anderen Netzhaut Blau dargeboten wird) violett erscheint; nach der psychologischen Erklärung wäre gelbe Farbe des Feldes zu erwarten.

3) Die Hering'sche Theorie.

Eine andere Theorie (Ew. Hering) führt alle Lichtempfindungen auf 6 Empfindungskomponenten zurück: Weiß, Schwarz, Urgelb, Urblau, Urrot, Urgrün; z. B. besteht Braun aus einer gelben, roten, weißen und schwarzen Komponente. Die farblosen Empfindungen bilden eine kontinuierliche Reihe vom tiefsten Schwarz durch Grau bis zum hellsten Weiß. Die farbigen Empfindungen bilden eine in sich geschlossene Reihe, welche vom Urrot durch Urgelb, Urgrün, Urblau zum Urrot wieder zurückführt. Zwischen diesen Empfindungen liegen diejenigen der Uebergangsfarben zwischen je zwei benachbarten Urfarben; andere, welche z. B. eine rote und eine grüne Komponente enthielten, gibt es nicht. Jeder Farbeneindruck hat jedoch außerdem eine weiße und eine schwarze Komponente, und es besteht eine kontinuierliche Uebergangsreihe von ihm zur farblosen, nur aus Weiß und Schwarz bestehenden Empfindung.

Von den sechs Urempfindungen werden nun je zwei in dem Sinne als gegensätzlich angesehen, dass die eine auf Dissimilation, die andere auf Assimilation in demselben nervösen Gebilde beruht, und zwar sind drei solche Gebilde anzunehmen, so daß die Empfindungspaare sind:

	Dissimilatorisch	Assimilatorisch
1. Element	Weiß	Schwarz
2. "	Urrot	Urgrün
3. "	Urgelb	Urblau

Jedoch besteht der Schwarz zur Empfindung bringende Assimilationsprozeß stets ohne Einwirkung von Aetherschwingungen, während die fünf übrigen Vorgänge durch Aetherschwingungen ausgelöst werden. Bei farbigem Licht ist immer neben der farbig wirkenden „Valenz" auch eine schwächere weißwirkende vorhanden; die erstere ist entweder einfach oder bewirkt gleichzeitig zwei der fünf angeführten Vorgänge, nämlich Urrot und Urgelb oder Urgelb und Urgrün u. s. f. bis Urblau und Urrot. Der weißwirkende Valenzanteil ist im Spektrum am größten im Grün.

Für den total Farbenblinden sind wegen Defektheit des 2. und 3. Elementes alle farbigen Valenzen unwirksam: das Spektrum erscheint ihm daher durchweg grau, am hellsten im Grün (des gewöhnlichen Eindrucks). Außerdem ist Rotgrünblindheit häufig, d. h. Defekt des 2. Elementes allein: hier erscheint das urrote und urgrüne Licht grau oder weiß, die Lichter von Rot bis Urgrün mehr oder weniger gelb, diejenigen von Urgrün bis Rot mehr oder weniger blau. Bei der sehr seltenen Blaugelbblindheit, d. h Defekt des 3. Elementes allein, erscheinen Urgelb und Urblau weißlich, die Lichter von Urgelb bis Urblau mehr oder weniger rot. Die Theorie der Gegenfarben ist mit den Beobachtungen von Farbenblinden anscheinend in sehr gutem Einklang.

Die Erscheinungen der Farbenmischung und der Komplementärfarben sind leicht aus dem Prinzip ableitbar, daß gleichzeitige Dissimilation und Assimilation sich gegenseitig zum Teil oder ganz kompensieren. Die farbigen Valenzen beider Lichter müssen sich also, soweit sie auf dasselbe Element gegensätzlich wirken, von einander subtrahieren oder ganz aufheben, während die weißwirkenden Anteile sich addieren.

Adaptation, Kontrast etc. erklären sich aus der allgemeinen Annahme, daß auch unabhängig von Reizen („autonom") jede Dissimilation zu verstärkter Assimilation führt, bis zum Gleichgewicht, welches die Empfindung annulliert; dies Gleichgewicht ist bei verschiedenen Höhen beider Veränderungen denkbar. Je höher der Assimilationszustand, um so größer ist ferner die Erregbarkeit für Dissimilationsreize. In dieser Theorie ist Adaptation die Annäherung an den Gleichgewichtszustand, negatives Nachbild die Wirkung des erhöhten entgegengesetzten Prozesses, und die alternierenden Empfindungen Wirkungen des Kampfes beider Vorgänge. Macht man die weitere Annahme, daß die Hervorrufung des Gegenprozesses sich auch auf die Nachbarelemente der Netzhaut erstreckt, so ist auch der simultane Kontrast erklärbar ohne psychische Einmischung.

Die zahlreichen und mannigfachen Versuche, besonders an Farbenblinden, welche zur Entscheidung zwischen beiden Theorien angestellt sind, haben noch nicht zu einer allgemein akzeptierten Entscheidung geführt, und können daher hier übergangen

werden, ebenso die neuerdings zur Lösung der erwähnten und anderer Schwierigkeiten versuchten Modifikationen der Young-Helmholtz'schen Theorie.

4) Spezielle Organe für Farbenunterscheidung.

Aus dem Fehlen der Zapfen bei den Nachttieren (Eule, Fledermaus), für welche das Farbensehen unnütz wäre, ferner aus der Abnahme des Farbensinns nach der Peripherie der Netzhaut parallel mit der Anzahl der Zapfen, schließt man, daß die Zapfen die farbenperzipierenden Netzhautelemente sind, während die Stäbchen nur Intensitäten zu unterscheiden vermögen (M. Schultze). Jeder Zapfen müßte dann ein Multiplum von Nervenendigungen enthalten, was in der Tat von Schultze behauptet wurde.

Als Bestätigung dieser Lehre werden namentlich gewisse Erscheinungen bei der Dunkeladaptation angesehen. Wenn die im Dunkeln auftretende große Lichtempfindlichkeit lediglich auf Zunahme des Sehpurpurs beruht, so muß sie die Stäbchen allein, und nicht die Zapfen betreffen. In der Tat zeigt nun das adaptierte Auge zwar enorme Empfindlichkeit für Helligkeiten, aber nicht für Farben; ja die Farbenempfindung tritt so zurück, daß der Zustand der totalen Farbenblindheit nahe kommt, das Spektrum z. B. nur grau erscheint, und das Helligkeitsmaximum vom Gelb nach dem Violett hin verschoben ist (Hering & Hillebrand; vgl. auch das Purkinje'sche Phänomen, S. 411f.). Alle diese Adaptationswirkungen fehlen nun in der Tat in der stäbchenlosen Netzhautmitte (v. Kries). Dagegen ist es streitig, ob dieselbe, wie man erwarten müßte, bei Adaptation und ganz besonders bei totaler Farbenblindheit (welche auf Funktionsunfähigkeit der Zapfen beruhen müßte) blind ist, resp. einen dunkleren Fleck (Skotom) im Gesichtsfelde verursacht.

Auf welche Weise die Farben sich in den Zapfen differenzieren, ist noch sehr unklar. Bei den Vögeln scheint jeder Zapfen für eine Farbe bestimmt zu sein. Die Zapfen der Vogelretina sind nämlich einfache Elemente, indem sie nur mit einem einfachen Axenzylinder verbunden sind, sie sind also im Sinne der Schultze'schen Theorie Stäbchen; dieselben enthalten aber an der Grenze zwischen Innen- und Außenglied eine fettartige Kugel, welche bei einem Teil rot, bei den andern gelb, bei noch andern farblos ist (Hannover). Vermutlich sind nun die Außenglieder die eigentlichen perzipierenden Elemente, wofür ihre besonderen chemischen Reaktionen, welche von den einfach nervösen der Innenglieder abweichen, ferner ihre Plättchenstruktur und ihr Sehpurpurgehalt spricht. Es würde also bei den Vögeln jedes Stäbchen vorzugsweise durch eine bestimmte Farbe erregt werden, so daß eine Gruppe von Stäbchen mit verschiedenen Pigmentkugeln den Anforderungen eines Farbenperzeptionsorgans genügen würde. In der Tat fehlen der Eule die farbigen Stäbchen (M. Schultze). Messungen (Brücke) deuten übrigens darauf, daß auch beim Menschen die Farben nicht im Bereiche eines einzigen Zapfens, sondern erst im Bereiche eines Zapfenkomplexes unterschieden werden, so daß also vielleicht jeder Zapfen nur eine Grundfarbe, resp. ein Gegenfarbenpaar perzipiert. — Für eine Farbentrennung im einzelnen Zapfen hat man die auch hier vorhandene Plättchenstruktur des Außengliedes herangezogen, indem die Farben vermöge derselben stehende Schwingungen erzeugen sollen, deren Maximumpunkte für die

einzelnen Farben verschieden liegen (Zenker); jedoch ist diese Theorie noch nicht genügend durchgeführt.

Der gelbe Farbstoff der Macula lutea macht, namentlich bei starker Entwicklung, die Netzhautmitte empfindlicher für Gelb und weniger empfindlich für Violett, wie manche Erfahrungen lehren (Maxwell u. A.). Das bei Santoninvergiftung eintretende Gelbsehen wird von Einigen (M. Schultze) auf Vermehrung des gelben Pigments zurückgeführt, während Andere (Hüfner) eine Lähmung der violettempfindenden Fasern annehmen, besonders weil anfangs Violettsehen eintritt, was durch anfängliche Reizung dieser Fasern zu erklären wäre. Auch andere Deutungen existieren.

III. Die Wahrnehmung der Gegenstände.

1. Das uniokuläre Gesichtsfeld.

Die Erkennung von Gegenständen beruht darauf, daß mit jeder Erregung eines Netzhautelementes nicht allein eine Helligkeits- und Farbenempfindung, sondern auch eine Ortsvorstellung verbunden ist. S. 385 ist gezeigt, daß man von jedem auf der Retina befindlichen Bildpunkt zum Objektpunkt gelangt, wenn man den zugehörigen Sehstrahl zieht. In dieser Richtung verlegt nun auch das Bewußtsein die Ursache jedes Lichteindrucks, welcher durch Erregung eines Retinaelements entstanden ist, nach außen. In welche Entfernung auf dieser Linie der Objektpunkt verlegt wird, soll später erörtert werden; vorläufig nehmen wir an, die Verlegung geschehe so, daß sämtliche Objektpunkte in einer vor dem Auge schwebenden Fläche zu liegen scheinen. Diese Fläche heißt das Gesichtsfeld. Das Bewußtsein hat nun fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämtlicher Netzhautelemente in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es wird also fortwährend ein Gesichtsfeld gesehen; dieses erscheint schwarz, wenn jede Erregung fehlt; jedem erregten Retinaelement entspricht ein leuchtender, jedem unerregten ein schwarzer Punkt an den diametral gegenüberliegenden Stellen des Gesichtsfeldes. Letzteres ist also mit genau denselben, nur umgekehrten Bildern erfüllt, welche objektiv auf der Retina vorhanden sind. Da nun die Bilder im Verhältnis zu den gesehenen Gegenständen verkehrt sind, so erscheinen die Gegenstände im Gesichtsfelde aufrecht.

Der blinde Fleck verursacht keine bemerkbare Lücke im Gesichtsfelde. Der Mangel der optischen Erregung kann nämlich nur empfunden werden, wo lichtempfindliche Nervenendorgane vorhanden sind. Diese fehlen aber im blinden Fleck. Letzterer verhält sich also zum Licht wie irgend eine Hautstelle: wir empfinden mit der Hand nicht Schwarz, obgleich wir keinen Lichteindruck von ihr erhalten. Da nun aber die Gesichtseindrücke der Umgebung des blinden Flecks mittels der Seh-

strahlen im Gesichtsfelde lokalisiert werden, so muß das Bewußtsein das Bedürfnis zwischenliegender leuchtender Punkte logisch wahrnehmen, und scheint diese nach der Wahrscheinlichkeit sich vorzustellen (E. H. Weber). Daher erscheint bei dem S. 404 f. angeführten Versuch an Stelle des verschwindenden Objektes nicht ein schwarzer Fleck, sondern das Weiß des Papiers setzt sich als wahrscheinlichste Ergänzung über die Lücke fort.

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes wird mit Apparaten bestimmt, welche Objekte in jeder Richtung in jeden beliebigen Winkelabstand von der Sehaxe zu bringen gestatten (Perimeter). Das Gesichtsfeld erstreckt sich nach außen weiter als nach innen. Der ganze Bereich beträgt vertikal 100—120, horizontal etwa 135—145 Winkelgrade bei gradeaus gerichtetem Blick; etwas mehr, wenn der Blick etwas nach außen gerichtet ist, so daß die Nase nicht beschränkend wirkt. Vom Einfluß der Nase, welche den temporalen Bezirken der Netzhaut weniger Gelegenheit zur Uebung gibt, scheint es auch herzurühren, daß das Gesichtsfeld nasalwärts weniger ausgedehnt ist, als temporalwärts (Donders). Das Blickfeld, d. h. der Bereich des Sehens mit Zuhilfenahme der Augenbewegungen (Helmholtz), umfaßt vertikal etwa 200, horizontal etwa 260 Grade.

2. Die Empfindungskreise der Netzhaut, die Gesichtslinie und die Sehschärfe.

Bei vollständiger Akkommodation werden Gegenstände, resp. deren Details, um so leichter erkannt, je größer ihr Netzhautbild, oder, was dasselbe ist, je größer ihr Sehwinkel, offenbar weil ein größeres Netzhautbild mehr perzipierende Elemente bedeckt. Für nahe aneinander befindliche Netzhauteindrücke gibt es eine Grenze des Abstandes, unterhalb welcher sie nicht mehr getrennt erscheinen; diesen Abstand kann man (vgl. S. 333) als Durchmesser eines Empfindungskreises der Netzhaut bezeichnen und als reziprokes Maß der Sehschärfe benutzen.

Die Sehschärfe zeigt sich in der Fovea centralis am größten. Diese wird zum schärfsten Sehen benutzt, d. h. der Sehstrahl der Netzhautmitte, die Sehaxe oder Gesichtslinie, wird auf den scharf betrachteten Punkt eingestellt, was man als Fixation dieses Punktes bezeichnet. Das Sehen mit der Netzhautmitte nennt man direktes Sehen, der Rest des Gesichtsfeldes wird indirekt gesehen.

Die Gesichtslinie fällt nicht mit der optischen Axe des Auges zusammen, sondern weicht von ihr (vorn) etwas nach innen und ein

wenig nach oben ab; der Winkel zwischen beiden Axen wird mit α bezeichnet und beträgt 3,5—7° (HELMHOLTZ); in Fig. 143, S. 384, welche das rechte Auge von oben gesehen darstellt, ist OB die Gesichtslinie.

Der Winkel α wird folgendermaßen gefunden: Bei dem in Fig. 147, S. 390 dargestellten Versuch sieht man die 3 Spiegelbildchen a, b, c aus geometrischen Gründen dann in gleichem Abstand, wenn die optische Axe nicht auf die Mitte zwischen Licht und Auge, sondern um einen Winkel δ näher dem Lichte eingestellt ist (HERMANN & EHRNROOTH); hierzu muß jedoch die Gesichtslinie stets auf einen weiter nasalwärts gelegenen Punkt gerichtet werden (HELMHOLTZ); diese Abweichung von der Mitte beträgt $\alpha + \delta$, oder $\alpha - \delta$, je nachdem das Licht auf der Nasen- oder Schläfenseite steht.

Auch mit Berücksichtigung der Winkel α und δ zeigen sich jedoch noch Abweichungen, welche nur von mangelhafter Zentrierung der drei brechenden Flächen herrühren können; z. B. stehen die drei äquidistanten Bildchen bei nasalem Licht einander näher als bei temporalem, was sich durch die Annahme erklären läßt, daß der Krümmungsmittelpunkt der Hornhaut temporalwärts von der Linsenaxe liegt (EHRNROOTH). Der Winkel α läßt sich auch durch ophthalmometrische Methoden bestimmen.

Um die Netzhautmitte nimmt die Sehschärfe in konzentrischen Kurven nach der Peripherie ab, nach außen rascher als nach innen, so daß die Brauchbarkeit des Gesichtsfeldes sich umgekehrt nach außen weiter erstreckt als nach innen (vgl. S. 422). Der Rand der Netzhaut nahe der Ora serrata scheint kein Lokalisationsvermögen zu haben, wohl aber noch Lichtempfindung (SCHWEIGGER). Im direkten Sehen wird die Grenze des Sehwinkels zu 50 Bogensekunden, d. h. der Durchmesser des Empfindungskreises zu 0,0037 mm angegeben, von Andern aber bis zu 0.002 mm (27 Bogensek.), ja bis 10—12 Sek. (WÜLFING, HERING).

Der kleinste Abstand, in welchem zwei Netzhautbildpunkte noch getrennt wahrgenommen werden können, kann dadurch gefunden werden (VOLKMANN), daß zwei feine Drähte oder Linien, in gleichbleibender Entfernung vom Auge, einander so lange genähert werden, bis sie nicht mehr zu unterscheiden sind, und dann der Zwischenraum ihrer Netzhautbilder berechnet wird. Statt die Objekte einander zu nähern, kann man sie auch durch einen verschiebbaren Verkleinerungsapparat (Makroskop) betrachten. Der gefundene Grenzabstand stimmt leidlich zu den anatomischen Werten: auf 0,01 mm² der Fovea kommen 130—150 Zapfen und Empfindungskreise (SALZER, C. DU BOIS-REYMOND, WERTHEIM). Die Zapfen der Fovea centralis haben etwa 0,002 mm im Durchmesser; es scheint aber nur die Grenzfläche zwischen Außen- und Innenglied in Betracht zu kommen, welche etwa 0,001 mm im Durchmesser hat (M. SCHULTZE). Da diese Flächen etwas von einander abstehen, so ist es denkbar, daß beim zentralen Sehen kleine Punkte, Sterne, dadurch verschwinden, daß ihr Bild in den Zwischenraum fällt: dies wird in der Tat behauptet (HENSEN).

Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß mindestens jedem Zapfen der Fovea eine Optikusfaser entspricht. Dagegen bildet ein Stäbchen keine isolierte Seheinheit, wie die Anatomie lehrt (S. 403). Auch ist anscheinend die Zahl der Optikusfasern viel kleiner als die Summe der Stäbchen und Zapfen. Für das peripherische Sehen genügen

vielleicht zur Farbenunterscheidung spärliche Zapfen, selbst wenn jeder nur Eine Grundfarbe perzipiert (S. 420).

Der Umstand, daß die Netzhautperipherie Bewegungen leichter wahrnimmt als Konturen (Exner), läßt sich durch die Annahme erklären, daß die einen Empfindungskreis bildenden Zapfenkomplexe hier so in einander greifen, daß kleine Verschiebungen des Bildes es leicht in einen anderen Empfindungskreis bringen, während für die Sehschärfe dies Verhalten ungünstig ist (v. Fleischl).

Die Sehschärfe verschiedener Augen vergleicht man in der Praxis nicht durch Bestimmung der Empfindungskreise, sondern dadurch, daß man die Entfernung d aufsucht, in welcher eine Schriftprobe, welche normal in der Entfernung D erkannt wird, gelesen werden kann (Emmetropie, oder im Falle von Ametropie Korrektion vorausgesetzt); die Größe $d/D = S$ ist dann ein Maß der Sehschärfe (Donders). Bei normaler Sehschärfe werden lateinische Buchstaben, deren Linien durchweg gleich dick sind, und welche 5 mal so hoch und so breit sind als die Dicke ihrer Linien (Snellen'sche Schriftproben) unter einem Sehwinkel von etwa 5 Minuten, d. h. in der 688 fachen Entfernung ihrer Größe, noch erkannt. Im Alter nimmt die Sehschärfe ab, vermutlich wegen optischer Mängel des Refraktionsapparates. Für gelbes Licht ist die Sehschärfe größer als für andere Farben (Macé & Nicati). Außerdem hat der Grad der Beleuchtung und viele andere Umstände Einfluß.

3. Die optischen Instrumente.

Sehr kleine oder sehr weit entfernte Gegenstände erscheinen unter zu kleinem Sehwinkel, um erkannt zu werden. Zur Vergrößerung des Sehwinkels dienen die optischen Instrumente, nämlich für kleine Objekte Lupe und Mikroskop, für entfernte die Fernrohre.

Die Lupe ist eine Konvexlinse; innerhalb ihrer Brennweite befindet sich das Objekt, welches also ein virtuelles, aufrechtes, vergrößertes Bild liefert (**94**). — Beim Sonnenmikroskop (statt der Sonne kann auch jede andere intensive Lichtquelle benutzt werden: elektrisches, Magnesium-, Drummond'sches Licht) liegt das Objekt außerhalb der Brennweite, nahe dem Brennpunkt, liefert also ein reelles, vergrößertes, verkehrtes Bild, das auf einem Schirm aufgefangen wird. — Beim zusammengesetzten Mikroskop wird das ebenso beschaffene reelle Bild nicht aufgefangen, sondern, ehe es zu stande kommt, durch eine eingeschaltete Konvexlinse (die sog. Kollektivlinse) etwas genähert und verkleinert (**94**), und dann durch eine Lupe (Okularlinse) betrachtet, bleibt also verkehrt. Die Hauptaufgabe der Kollektivlinse ist, die Hauptstrahlen gegen die Lupe konvergent zu machen. Um das verkehrte Bild aufrecht zu machen, kann man verschiedene, unten beim terrestrischen Fernrohr zu besprechende Mittel verwenden.

Die Vergrößerung ergibt sich für das Sonnenmikroskop, da es reelle Bilder liefert, einfach aus **92** (Gl. 26) und (27); $V = y'/y$ ist hier natürlich wegen des ver-

kehrten Bildes negativ, und man findet, wenn F die Brennweite, $-S$ der Objektabstand, S' der Bildabstand von der Linse:

$$-V = \frac{y'}{y} = \frac{S'}{S} = \frac{F}{S-F} \quad \ldots \ldots \ldots \quad (1)$$

Bei Lupe und Mikroskop, überhaupt bei allen Instrumenten, welche virtuelle Bilder liefern, muß dagegen die Vergrößerung von der Sehweite W abhängen, da das Bild in Sehweite vom Auge liegen muß; man muß also, da man annehmen darf, daß das Auge der Linse sehr nahe ist, die Vergrößerung unter der Voraussetzung berechnen, daß $S' = W$ ist. Man darf die so gefundene Vergrößerung bezeichnen als das Verhältnis des Sehwinkels, unter welchem sich Objekt und Bild bei der wirklichen Betrachtung (d. h. ohne Instrument das Objekt ebenfalls in Sehweite gedacht) dem Auge darbieten; so berechnet ergibt sich für die Lupe

$$V = \frac{-S'}{-S} = \frac{W+F}{F}, \quad \ldots \ldots \ldots \quad (2)$$

oder für sehr starke Lupen (F sehr klein gegen W):

$$V = \frac{W}{F}.$$

Als „Abbe'sche Vergrößerung" bezeichnet man eine nur von objektiven Eigenschaften des Instrumentes abhängige Größe (auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann), welche erst mit der Sehweite multipliziert die wirkliche Vergrößerung gibt, für eine starke Lupe ist dieselbe also annähernd $= 1/F$.

Beim Mikroskop sei F_1 die meist sehr kleine Brennweite, und V_1 die Vergrößerung des Objektivs, und F_2, V_2 die entsprechenden Größen des Okulars (inkl. Kollektivlinse); es ist dann nach (1) und (2)

$$-V_1 = \frac{F_1}{S-F}, \qquad V_2 = \frac{W+F_2}{F_2},$$

also die Gesamtvergrößerung (wieder negativ, s. oben):

$$-V = -V_1 \cdot V_2 = \frac{F_1}{F_2} \cdot \frac{W+F_2}{S-F_1} \quad \ldots \ldots \quad (3)$$

Der Objektabstand S (vom Objektiv) ist aber nicht willkürlich, sondern außer von der Sehweite auch von der Tubuslänge Δ abhängig, welche man zur Einstellung nicht zu ändern pflegt. Δ muß die Summe sein aus dem zu $-S$ konjugierten Weite vom Objektiv und der zu $-W$ konjugierten Weite vom Okular, also (nach **92**):

$$\Delta = \frac{SF_1}{S-F_1} + \frac{WF_2}{W+F_2} \quad \ldots \ldots \ldots \quad (4)$$

Löst man (4) für S und führt den gefundenen Wert in (3) ein, so findet man als die bei richtiger Einstellung gefundene Vergrößerung

$$-V = \frac{(\Delta - F_1)(W+F_2) - WF_2}{F_1 F_2}, \quad \ldots \ldots \quad (5)$$

oder, da F_1 klein gegen Δ, und F_2 klein gegen W,

$$-V = \frac{\Delta W}{F_1 F_2} \text{ und die Abbe'sche Vergrößerung} = \frac{\Delta}{F_1 F_2}.$$

Da Δ ziemlich nahe das optische Intervall zwischen Objektiv und Okular ist, so folgt aus **88**, Gl. (21), daß auch beim Mikroskop, ganz wie bei der Lupe (s. oben), die Abbe'sche Vergrößerung gleich dem reziproken Wert der resultierenden Brennweite ist.

Das astronomische Fernrohr ist dem zusammengesetzten Mikroskop analog

gebaut, nur hat das Objektiv, welches auch durch einen Konkavspiegel vertreten werden kann, eine große Brennweite. Da der Sehwinkel des Objekts hier dessen Entfernung ($-S$) umgekehrt proportional ist, der des Bildes aber der Sehweite W, so ist, um die Vergrößerung zu finden, Gl. (3) noch mit S/W zu multiplizieren, also wird

$$-V=\frac{F_1}{F_2}\cdot\frac{S}{W}\cdot\frac{W+F_2}{S-F_1}, \quad \ldots \ldots \quad (6)$$

oder, da wieder F_2 klein gegen W, und hier F_1 sehr klein gegen S, angenähert

$$-V=\frac{F_1}{F_2}.$$

Da hier die Einstellung nicht, wie beim Mikroskop, durch Aenderung von S geschehen kann, so muß die Tubuslänge durch eine Schiebevorrichtung verändert werden. Ihr Betrag ist wiederum durch (4) gegeben, woraus mit den soeben angegebenen Vernachlässigungen annähernd folgt

$$\varDelta=F_1+F_2.$$

Um ein aufrechtes Bild zu erhalten (terrestrisches Fernrohr), kann man als Okular ein bildumkehrendes Mikroskop benutzen, oder eine bildumkehrende Prismenkombination (Porro'sche Prismen) einschalten. Endlich kann man als Okular eine umkehrende Konkavlinse verwenden (vgl. **94**, Fig. 33), wie beim holländischen Fernrohr oder Opernglas. Im letzteren Falle ist annähernd $\varDelta=F_1-F_2$, das Rohr also weit kürzer als beim astronomischen Fernrohr. — Die beiden letzterwähnten Mittel werden auch benutzt, um beim Mikroskop aufrechte Bilder zu erhalten: das Pfeiffer'sche Mikroskop verwendet Porro'sche Prismen, das Brücke'sche ein konkaves Okular. Solche Mikroskope sind besonders als Präparier-Mikroskope verwendbar.

4. Die Irradiation.

Helle Gegenstände erscheinen auf dunklem Grunde vergrößert, auf Kosten des Grundes, so daß ein weißer Streifen zwischen schwarzen Feldern breiter aussieht, als ein ebenso breiter schwarzer Streifen auf weißem Grunde. Man erklärte dies früher durch wirkliche Irradiation, d. h. nervöse Ausstrahlung der Erregung (S. 334). Nach der jetzt verbreiteteren Ansicht beruht die Erscheinung nur auf ungenauer Akkommodation, wodurch die hellen Gegenstände in Zerstreuungsbildern erscheinen. Das Bewußtsein hat die Neigung, den halbbeleuchteten Saum (welcher die Breite des Radius der Zerstreuungskreise hat) dem prädominierenden Teile des Bildes hinzufügen; nun prädominiert einerseits das Helle vor dem Dunkeln, andererseits aber das Objekt vor dem Grunde. Ist der Grund schwarz, das Objekt weiß, so vereinigt sich beides, um das Objekt auf Kosten des Grundes vergrößert erscheinen zu lassen; ist aber das Objekt schwarz, der Grund weiß, so kann der zweite Einfluß den ersten so übertreffen, daß auch schwarze Linien auf Kosten des weißen Grundes verbreitert erscheinen (Welcker, Volkmann).

5. Entoptische Erscheinungen,

d. h. optische Erregungen, deren Objekt im Auge selbst liegt.

1. Die Mouches volantes und die fixierten Augentrübungen: bewegliche oder seltener feste Trübungen des hellen Gesichtsfeldes, erstere meist in Form von Fasern, Perlschnüren u. s. w. Sie erklären sich aus dem Schatten, welchen Trübungen der brechenden Medien, namentlich des Glaskörpers, auf die Netzhaut werfen; diese Schatten sind um so diffuser, je entfernter von der Netzhaut die Trübung sitzt. Man kann sie jedoch sämtlich, soweit sie im Glaskörper liegen, scharf projizieren, wenn man parallelstrahliges Licht durch den Glaskörper gehen läßt, d. h. einen leuchtenden Punkt im vorderen Brennpunkt des Auges anbringt.

2. Die Purkinje'sche Aderfigur, der auf die Stäbchenschicht fallende Schatten der Netzhautgefäße (S. 405), eine schwarze Verästelung auf braunrotem Grunde. Der Schatten ist beständig vorhanden und wird deshalb nicht bemerkt; er wird erst auffallend: 1) durch langsame Bewegung eines Lichtes vor dem Auge (Purkinje), wobei die regelmäßige Bewegung des Schattens bald auffällt; auch die Fovea centralis wird durch ihren Randschatten sichtbar; 2) durch starke Beleuchtung eines Punktes der Sklera, wobei der Schatten an eine ungewöhnliche Stelle fällt (Purkinje); 3) durch rasches Bewegen einer feinen Oeffnung vor der Pupille (Purkinje), wobei der Schatten durch seine schärfere Begrenzung und seine Bewegung auffällt; nur die zur Bewegung senkrecht verlaufenden Gefäße werden sichtbar; 4) ohne Weiteres beim ersten Aufschlagen der Augen des Morgens, wobei die ausgeruhte Netzhaut durch den Schatten überrascht wird (Hermann).

Bei der ersten Methode wird der wahrnehmbare Schatten nicht direkt von den einfallenden Strahlen, sondern von dem Netzhautbilde der Flamme geworfen; dies geht aus der Bewegungsrichtung der Schattenfigur hervor (H. Müller); dieselbe ist bei Bewegung der Flamme im Meridian gleichsinnig, bei Bewegung in einem Parallelkreis entgegengesetzt. Ist A (Fig. 165) die Flamme, k der Knotenpunkt, so ist c ihr Netzhautbild, b der Schatten des Gefässes g, und a dessen Projektion nach außen. Bewegt sich nun A nach rechts (A'), so geht c nach links, b ebenfalls nach links, also a wie A nach rechts. Bewegt sich dagegen A senkrecht zur Meridianebene, d. h. zur Zeichnung, z. B. nach oben, so geht c nach unten, b nach oben, also a nach unten. Bei der zweiten und dritten Methode geht der Schatten

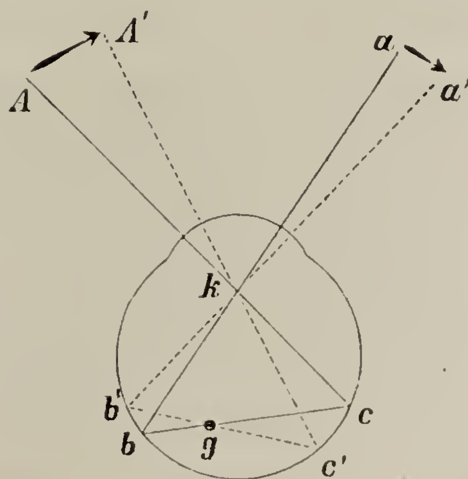


Fig. 165.

immer entgegengesetzt der Lichtquelle, seine Projektion also gleichsinnig. — Daß die parallaktische Bewegung des Schattens die Stäbchenschicht als Ort der Wahrnehmung ergibt, ist schon S. 407 erwähnt. Noch schärfer wird diese Bestimmung, wenn man bei der sub 3) angeführten Methode zwei feine Oeffnungen anwendet; die Gefäße erscheinen dann doppelt, und der Abstand der Doppelbilder bei verschiedenfarbigem Licht läßt erkennen, daß kurzwelliges Licht in tieferen Lagen der Zapfenschicht perzipiert wird als langwelliges (A. KÖNIG & ZUMFT, mehrfach bestritten).

3. Die HAIDINGER'schen Büschel. Man sieht auf blauem oder weißem Grunde durch ein NICOL'sches Prisma ein gelbes Doppelbüschel, welches sich mit dem Nicol dreht und in dessen Polarisationsebene seine Axe hat.

Die Ursache liegt wahrscheinlich in der strahlenförmig um die Fovea angeordneten Lage der schrägliegenden Radialfasern im gelben Fleck (vgl. Fig. 157); da dieselben anisotrop sind, so werden sie die Figur bewirken können, wenn sie die extraordinären blauen Strahlen stärker absorbieren als die ordinären (HELMHOLTZ).

4. Der Kapillarstrom der Netzhautgefäße wird entoptisch bei rasch intermittierendem hellen Lichte (z. B. beim Flimmern rotierender schwarzweißer Sektorenscheiben, S. 409, oder bei rascher Bewegung der gespreizten Finger vor einer Lampenglocke, VIERORDT), ferner beim Betrachten der Sonne durch ein dunkelblaues Glas (ROOD), oder durch eine Konvexlinse mit enger Blende (ADDARIOS), in Form bewegter Punkte (Blutkörperchen) wahrgenommen. Die Erklärung dieser Erscheinung ist noch nicht ganz sicher; da die Körperchen nicht als Schatten erscheinen, wird angenommen, daß sie, durch enge Kapillaren sich durchdrängend, mechanisch reizen (HIS).

Zahlreiche andere entoptische Erscheinungen, wie die PURKINJE'sche Lichtschattenfigur, der MAXWELL'sche und der LOEWE'sche Ring, sind noch nicht genügend aufgeklärt.

6. Erscheinungen durch nicht optische Reize.

Jede Erregung des nervösen Apparates im Auge oder im Optikusstamm macht entsprechend der spezifischen Energie dieser Gebilde Lichtempfindungen, welche ebenfalls nach außen projiziert werden.

1. Mechanische Reizungen. Quetschung oder Durchschneidung des Optikusstammes bewirkt eine blitzartige Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes (neuerdings von Einigen bestritten); ebenso ein Schlag auf das Auge. Beim Druck auf eine beschränkte Stelle des Augapfels erscheint diametral gegenüber eine sog. Druckfigur, meist ringförmig, wahrscheinlich weil die Mitte der Druckstelle durch Anämie unerregbar wird; bei krankhaft erregbaren Augen genügt sogar die Wirkung des die Retina durchfließenden Blutes, um Lichterscheinungen (Funken, Ge-

fäßbilder) hervorzurufen (S. 428). Eine beim Niesen auftretende Lichterscheinung (Bell) soll von Anschwellung der Venae vorticosae der Chorioidea herrühren (Hess). Endlich bewirkt eine plötzliche Akkommodationsveränderung im Dunkeln durch die damit verbundene Zerrung des vorderen Netzhautrandes das sog. Akkommodationsphosphen, einen leuchtenden Saum am Rande des Gesichtsfeldes (Purkinje, Czermak); nach Andern (Hensen & Völckers, Berlin) entspricht der Ring nicht dem Rande, sondern dem hinteren Teil der Netzhaut, der, wegen seiner strafferen Befestigung, bei der Zerrung der Chorioidea gedehnt werde. Gleichmäßiger Druck auf den Augapfel bewirkt sehr mannigfache und zeitlich wechselnde, zum Teil farbige Erscheinungen im Gesichtsfelde (Purkinje u. A.), auf welche nicht näher eingegangen werden kann.

2. Elektrische Reizung. Galvanische Ströme, welche durch den Augapfel oder in der Nähe desselben durch den Kopf geleitet werden, erzeugen bei Schließung und Oeffnung Lichtblitze; der Schließungseffekt ist beim aufsteigenden, der Oeffnungseffekt beim absteigenden Strome stärker (Helmholtz). Während des Geschlossenseins erscheint das Gesichtsfeld in seiner Helligkeit und Farbe etwas verändert: heller und blauviolett bei aufsteigendem, dunkler und mehr grünlichgelb bei absteigendem Strome (Ritter, Schelske, G. E. Müller). Außerdem werden, ähnlich wie bei Druck, mannigfache Erscheinungen, Flecken, Ringe etc. im Gesichtsfelde beobachtet (Purkinje u. A.).

Die Wirkungen des konstanten Stromes lassen sich am einfachsten aus der Hering'schen Theorie erklären, wenn der aufsteigende Strom vorwiegend dissimilativ, der absteigende assimilativ wirkt; da der Angriffspunkt in der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt (G. E. Müller), so bedeutet aufsteigender Strom zentrifugale Richtung.

7. Subjektive Erscheinungen.

Als Phantasmen oder Halluzinationen bezeichnet man die mannigfachen Bilder, welche beim Einschlafen, im Traume, pathologisch auch im wachen Zustande, ohne reelle Ursache auftreten. Hierher gehören auch die Bilder, welche willkürlich durch die Einbildungskraft mit größerer oder geringerer Lebhaftigkeit im dunklen Gesichtsfelde erzeugt werden können. Dieselben haften bei mir nicht an der Netzhaut oder ihrer angeblichen zentralen Projektion (S. 306), denn sie bewegen sich nicht mit dem Auge. Im weiteren Sinne werden auch die durch Druck, elektrische Reizung, Kontrast etc. bedingten Lichtempfindungen als subjektive bezeichnet.

IV. Die Bewegungen der Augäpfel.

1. Die Stellungs- und Bewegungsgesetze.

Das Auge besitzt eine sehr große Beweglichkeit in der Augenhöhle, und die absolute Beweglichkeit des Sehorgans wird noch durch die des ganzen Kopfes bedeutend vermehrt. Hierdurch wird es möglich, bei Einer Körperstellung fast in allen Richtungen des Raumes Gegenstände zu sehen. Der Augapfel ruht im Fettpolster der Augenhöhle wie der Gelenkkopf eines Kugelgelenks in der Pfanne, ist daher um unzählige Axen durch die Augenmuskeln drehbar. Gehemmt werden diese Drehungen durch die Anheftung der Antagonisten und durch den Widerstand des Optikusstammes. Außer den Drehbewegungen können noch Ortsveränderungen des Bulbus im Ganzen stattfinden, weil die Umgebung nachgiebig, also die Gelenkpfanne verschiebbar ist. Bei weiter Oeffnung der Augenlider rückt z. B. der Augapfel merklich nach vorn (J. J. Müller u. A.).

Die Lage des Drehpunktes kann dadurch bestimmt werden, daß man den Abstand zwischen rechtem und linkem Hornhautrand mit dem Ophthalmometer mißt, und außerdem den Winkel, um welchen das Auge sich drehen muß, damit einmal der linke und einmal der rechte Hornhautrand sich mit einem nahen Vertikalfaden deckt; dieser Winkel wird an einem Visierbogen gemessen. Im Mittel liegt der Drehpunkt 10,957 mm hinter der Basis der Hornhaut oder 13,557 mm hinter deren Scheitel, d. h. etwas hinter der Mitte der Augenkugel; bei Myopen ist er mehr nach hinten, bei Hypermetropen etwas nach vorn gerückt (Donders & Doijer).

Von anderen Bestimmungsmethoden sei noch folgende erwähnt (Koster). Bei festgestelltem Kopfe werden zwei verschieden entfernte Punkte so aufgestellt, daß sie einander für ein Auge decken; wird jetzt das Auge um einen Winkel φ gedreht, so muß, damit die Punkte sich abermals decken, ihre Verbindungslinie ebenfalls um φ gedreht, aber zugleich um einen Betrag a parallel mit sich selbst verschoben werden; der Drehpunkt ist dann um $a/\sin\varphi$ von der ursprünglichen Lage des nächsten Visierzeichens entfernt.

Die Bewegungen des Augapfels sind nicht ganz frei, sondern durch physiologische Gesetze beschränkt, welche für die Orientierung im Sehraum höchst wichtig sind.

Die Gesichtslinien beider Augen liegen stets in einer gemeinsamen Ebene, welche die Visierebene heißt und natürlich auch durch beide Augendrehpunkte geht. Bei Hebungen und Senkungen des Blickes dreht sich die Visierebene um eine frontale Axe, welche ebenfalls durch beide

Augendrehpunkte geht. Eine bestimmte, unten genauer zu definierende Lage der Visierebene heiße Primärlage; als Primärlage der Gesichtslinien wird diejenige bezeichnet, in welcher dieselben bei Primärlage der Visierebene parallel geradeaus gerichtet sind. Ferner heiße derjenige Augen- oder Netzhautmeridian, welcher bei Primärlage in die Visierebene fällt, der horizontale, und der zu ihm senkrechte der vertikale. Diese beiden Meridiane denke man sich im Auge festgelegt, so daß sie sich mit ihm bewegen; der horizontale geht beiläufig durch die Mitte des blinden Flecks. Eine Augenstellung ist vollständig bestimmt, wenn gegeben ist: 1) die Lage der Gesichtslinie, bemessen nach deren Primärlage, also der Erhebungs- und der Seitenwendungswinkel; mit ersterem ist auch die Lage der Visierebene bestimmt; 2) der Winkel, welchen der horizontale Meridian mit der Visierebene bildet, der sog. Raddrehungswinkel.

Die Gesetzmäßigkeit der Augenstellungen besteht nun darin, daß mit jeder Lage der Gesichtslinie zum Kopfe eine ganz bestimmte Augenstellung verbunden ist (DONDERS, MEISSNER). Mit anderen Worten: jedem Erhebungs- und Seitenwendungswinkel (von der Primärlage gerechnet) entspricht ein bestimmter Raddrehungswinkel. Das Auge kann sich nicht beliebig um die Gesichtslinie drehen.

Die gesetzmäßigen Lagen ergeben sich aus dem LISTING'schen Bewegungsgesetz: Geht das Auge aus der Primärlage in eine andere Lage über (Sekundärlage), so dreht es sich um eine Axe, welche zur primären und zur sekundären Lage der Gesichtslinie senkrecht ist. Aus diesem Gesetz läßt sich der Betrag des Raddrehungswinkels für alle Sekundärlagen einfach ableiten. Schon die Anschauung ergibt, daß die Raddrehung Null ist, d. h. der Horizontalmeridian in der Visierebene bleibt, wenn entweder die Seitenwendung oder die Erhebung Null ist, also bei bloßen Hebungen oder Senkungen, oder bloßen Seitwärtswendungen des Blickes von der Primärlage aus. Exakter definiert ist also die Primärlage diejenige, von welcher aus das Auge sich ohne Raddrehung nach innen oder außen wenden läßt.

Durch Rechnung ergibt sich mittels der analytischen Geometrie oder der sphärischen Trigonometrie der Raddrehungswinkel γ aus dem Erhebungswinkel α und dem Seitenwendungswinkel β nach folgender Gleichung (HELMHOLTZ):

$$-tang\,\gamma = \frac{sin\,\alpha\; sin\,\beta}{cos\,\alpha + cos\,\beta}$$

oder

$$-tang\,\frac{\gamma}{2} = tang\,\frac{\alpha}{2}\;tang\,\frac{\beta}{2}\;;$$

hierin ist α für Hebungen des Blicks mit entgegengesetztem Vorzeichen zu nehmen als

für Senkungen, ebenso β für Einwärts- und Auswärtsdrehung. Die Gleichungen ergeben ebenfalls, daß $\gamma = 0$ wird, wenn α oder $\beta = 0$ ist. Ferner zeigt sich, daß die Raddrehung im Sinne des Uhrzeigers erfolgt bei Drehungen des Auges nach links und oben oder nach rechts und unten, entgegengesetzt dem Uhrzeiger in den beiden anderen Fällen. — Die Sekundärstellungen mit Raddrehung werden auch als Tertiärstellungen bezeichnet. — Am bequemsten lassen sich die Raddrehungsgesetze durch Modellvorrichtungen übersehen (Phänophthalmotrop von DONDERS, Blemmatotrop von HERMANN).

Die Verifizierung des LISTING'schen Gesetzes geschieht am besten dadurch, daß man einem Netzhautmeridian ein lineares Nachbild imprägniert und durch Projektion desselben auf eine mit horizontalen und vertikalen Linien versehene Wand die Schnittlinie des Meridians mit dieser Wand für jede Lage der Gesichtslinie feststellt (HELMHOLTZ).

Es sei Fig. 166 eine vor dem Auge befindliche vertikale Ebene, und p der Durchschnittspunkt derselben mit der Gesichtslinie in der Primärlage. Das Auge befinde sich in einer Entfernung, welche, in demselben Maßstabe wie die Zeichnung, verkleinert durch AB dargestellt ist. Blickt jetzt das Auge auf irgend einen anderen Kreuzungspunkt der Figur, so stellen die ein Hyperbelsystem bildenden Linien die Richtungen dar, in denen die Ebenen des horizontalen und des vertikalen Meridians die betrachtete Ebene schneiden. Man sieht, daß diese Richtungen bei den Sekundärlagen innerhalb der Linien hh und vv horizontal, resp. vertikal bleiben, bei allen übrigen Lagen aber, d. h. wenn sowohl eine Hebung (Senkung) als eine Seitenwendung gemacht ist, vermöge der Raddrehung von der horizontalen, resp. vertikalen Richtung abweichen. Wird in der Primärstellung das vertikale stark gezeichnete Kreuz bei p fixiert, und so dem vertikalen und horizontalen Meridian ein Nachbild imprägniert, so bleibt dasselbe in den Blicklagen hh und vv unverändert (s, s_1), verzieht sich aber bei den übrigen Blicklagen gemäß den Linien der Figur, so daß es schiefwinklig erscheint (t, t_1). Das schiefe Kreuz ist der Durchschnitt der zu einander senkrechten Ebenen des Horizontal- und Vertikalmeridians mit der Ebene der Zeichnung, auf welche die Gesichtslinie schief auftrifft. Wäre das originale Kreuz in p so gestellt, daß sein einer Schenkel in die Linie $p\,t$, in der sich der Blick bewegt, fällt, so würde keine Verziehung des Nachbildes bei t eintreten; Dies ist durch die punktierten Kreuze veranschaulicht.

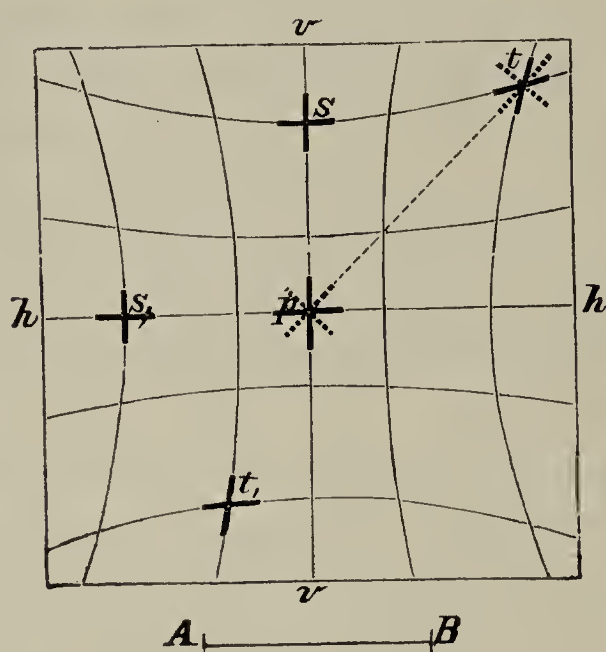


Fig. 166.

Weniger vollkommene Methoden beruhen auf der Benutzung des blinden Flecks, oder auf der graphischen Aufzeichnung der Augenbewegungen mittels eines Schälchens, welches sich der (mit Kokain unempfindlich gemachten) Hornhaut anschmiegt und einen Schreibhebel trägt (DELABARRE, ORSCHANSKY).

Das Listing'sche Gesetz besagt nur, auf welche Weise sich das Auge aus der Primärlage in eine Sekundärlage begibt. Die meisten Augenbewegungen sind aber Uebergänge aus einer Sekundärlage A in eine andere B; auch diese müssen natürlich so erfolgen, daß das Auge immer nur gesetzmäßige Lagen durchläuft und erreicht. Hierzu muß folgendes Drehungsgesetz befolgt werden (Helmholtz): Man halbiere den Winkel zwischen der Primärlage P und der Lage A, ebenso den Winkel zwischen P und B; die Axe, um welche das Auge sich zu drehen hat, steht dann zu den beiden Halbierungslinien senkrecht. (Ist einer der beiden Winkel 0, so geht dies Gesetz offenbar in das Listing'sche über.)

Die Gesetze, welche die Augendrehungen beherrschen, sind notwendige Bedingungen der Orientierung im Raume. Wäre bei gegebener Lage der Gesichtslinie jede Stellung der Netzhautmeridiane möglich, so könnte eine fixierte Linie sich in jedem Meridian abbilden, und wir müßten, um ihre Richtung zu erkennen, nicht bloß die Stellung der Gesichtslinie zum Kopf, sondern dazu auch die Orientierung der Netzhautmeridiane zum Kopfe wahrnehmen; letzteres wird durch jene gesetzmäßigen Beziehungen erspart. Wenn aber mit jeder Gesichtslinienstellung eine bestimmte Augenstellung gesetzmäßig verbunden sein soll, so konnte dies, wie mathematisch nachweisbar, durch kein anderes Gesetz einfacher, als durch das Listing'sche erreicht werden, welches also durch das Prinzip der leichtesten Orientierung verlangt wird und sich vermöge seiner Zweckmäßigkeit allmählich, sei es beim Individuum, sei es durch natürliche Züchtung, herangebildet haben mag (Helmholtz). Die Primärlage muß nach jenem Prinzip in der Mitte des ganzen Bewegungsfeldes liegen, und entspricht in der Tat der Axe des Orbitalkegels.

In keinem Widerspruch mit diesen Prinzipien steht die Angabe (Javal, Skrebitzky, Nagel, bestritten von Contejean & Delmas), daß bei seitlichen Kopfneigungen eine wirkliche (kompensatorische) Raddrehung stattfindet, welche anscheinend mit der Kopfdrehung in unabänderlichem nervösem Konnex steht, daß ferner beim Binokulärsehen, namentlich zum Behuf des Einfachsehens (s. unten), mannigfache Abweichungen vom Listing'schen Gesetze vorkommen (Meissner, Hering u. A.). Die kompensatorische Raddrehung ist, ebenso wie der kompensatorische Nystagmus (s. unten), an das Labyrinth des Ohres gebunden (Nagel).

Zur Orientierung im Raume trägt außerdem wesentlich bei, daß die Augen die Tendenz haben, ihre Sehrichtung unabhängig von den Kopfbewegungen durch kompensatorische Bewegungen festzuhalten. Am entschiedensten zeigt sich diese unbewußte, reflektorische Tätigkeit in dem Nystagmus bei passiven Rotationen (S. 292) und beim Eisenbahnfahren

(S. 361); die Augen bleiben gegen die Rotation zurück, so weit sie können, und holen ruckweise das Versäumte nach.

2. Die Wirkungen der Augenmuskeln.

Die Wirkungsweise jedes einzelnen Augenmuskels, d. h. die Lage der Axe, um welche er für sich allein das Auge zu drehen vermag, läßt sich berechnen, wenn man vorher den Ort seines Ursprungs in der Orbita (für den Obliquus superior statt dessen den Ort der Trochlea) und seines Ansatzes am Bulbus kennt: die Lage dieser Punkte wird ausgedrückt durch die Abszissenlängen, welche die von ihnen auf drei zum Auge feste Koordinatenaxen gefällten Lote auf diesen abschneiden, und die Lage der Drehaxe durch die drei Winkel, welche sie mit den drei Koordinatenaxen des Auges in der Ausgangsstellung bildet. Als natürlichste Koordinatenaxen des Auges ergeben sich die Gesichtslinie und die äquatorialen Durchmesser des horizontalen und vertikalen Meridians (Queraxe und Höhenaxe). Aus solchen Bestimmungen (Ruete, Fick) ergibt sich für die Primärlage: 1. die sechs Augenmuskeln stellen drei Antagonistenpaare dar, d. h. je zwei haben eine gemeinsame Drehaxe; 2. die Drehaxe des Rectus externus und internus fällt mit der Höhenaxe zusammen, d. h. sie drehen den Hornhautscheitel rein nach außen und innen; 3. die Drehaxe des Rectus superior und inferior liegt im Horizontalschnitt des Auges, weicht aber von der Queraxe nach vorn und innen um etwa 20° ab, die Muskeln drehen also die Hornhaut nach oben und etwas innen, resp. unten und etwas innen; 4. die Drehaxe der Obliqui liegt ebenfalls im Horizontalschnitt, und bildet mit der Queraxe nach vorn und außen einen Winkel von 60°; der Obl. superior dreht also die Hornhaut nach außen und unten, der Obl. inferior nach außen und oben. Sowie das Auge nicht mehr in Primärlage ist, ändern sich natürlich die Drehaxen.

Die Listing'schen Drehaxen für Drehung aus der Primärlage liegen sämtlich in der zur Gesichtslinie senkrechten, also äquatorialen Ebene (S. 431). Von den Drehaxen der Augenmuskeln liegt nur die des Rectus ext. und int. in dieser Ebene, für jede andere als reine Außen- und Innenwendung des Blickes müssen also mehrere Muskeln zusammenwirken. Man findet die resultierende Drehwirkung mehrerer Muskeln, sowie auch umgekehrt die erforderliche Wirkung der einzelnen bei geforderter Drehung des Auges, nach dem S. 182 besprochenen Parallelogramm der Drehmomente. Fig. 167 stellt den Horizontalschnitt des linken Auges dar, *SS*, die Gesichtslinie, *qq*, die Queraxe. Die Ebene enthält nach dem oben Gesagten die Drehaxe des Rect. sup. und inf. *rr*, und die der Obliqui *oo*,. Die Figur zeigt, daß zu einer Drehung des Bulbus um die Queraxe mit dem Moment *cq* (in der Richtung Hornhaut nach oben) der Rectus superior und der Obliquus inferior zusammen wirken müssen, und zwar im Verhältnis von *ca* und *cb*. Für eine gleich große Drehung *cq*, im entgegengesetzten Sinne (Hornhaut nach

unten) müssen Obliquus superior und Rectus inferior im Verhältnis von *cd* und *ce* zusammenwirken. Ferner zeigt die Figur, dass der Rectus inferior für sich nicht bloß eine Drehung um die Queraxe (*cg*), sondern auch eine um die Gesichtslinie (*cf*) bewirken

Fig. 167.

Fig. 168.

würde, etc. In Fig. 168 ist die Bewegung des Hornhautscheitels *S* durch die einzelnen Augenmuskeln dargestellt; die Figur bedarf keiner Erläuterung, als daß die Längen der Bahnen von *S* ab jedesmal einer Drehung von 50⁰ entsprechen. Durch Vorrichtungen, in welchen die Augen durch Kugeln, die Zugrichtungen der Muskeln durch über Rollen gehende Schnüre dargestellt sind (Ophthalmotrop von Ruete und Knapp), läßt sich die Zusammenwirkung der Muskeln und die Inanspruchnahme derselben bei verlangter Drehung leichter als durch Rechnung übersehen.

Mit Ausnahme des Menschen und der Affen besitzen die Säugetiere, ebenso die Frösche, noch einen den Sehnerven trichterförmig umgebenden Retractor bulbi, welcher vom Abducens innerviert wird, und dessen Kontraktion nicht allein den Bulbus zurückzieht, was wegen der lateralen Offenheit der Augenhöhle möglich ist, sondern auch die Nickhaut vorschiebt. Bei den Vögeln inserieren sich an den Augapfel außer den eigentlichen Augenmuskeln zwei besondere, die Nickhaut bewegende, ebenfalls vom Abducens versorgte Muskeln.

3. Die motorische Korrespondenz beider Augen.

Beide Augäpfel sind in ihren Bewegungen sehr von einander abhängig. Sie bilden einen einzigen Apparat, welcher sich immer in solchen Stellungen hält, in welchen möglichst viele Punkte, namentlich aber diejenigen Gegenstände, welche direkt gesehen werden, einfach erscheinen. Das Hauptgesetz ist daher, daß beide Gesichtslinien stets sich in einem vor den Augen liegenden Punkte, dem Fixationspunkte, schneiden, so daß sie 1) wie schon S. 430 erwähnt, immer in einer gemeinsamen Ebene, der Visierebene, bleiben und 2) nach vorn konvergieren oder parallel sind. Abweichungen hiervon nennt man Schielen (Strabismus); die gewöhnlichste ist die, daß das eine Auge an dem vom anderen

fixierten Punkte vorbeivisiert, eine seltenere die, daß das eine Auge nach oben, das andere nach unten blickt. Die letztere Schielart läßt sich jedoch willkürlich an der Hand des binokulären Einfachsehens hervorbringen, wenn man vor ein Auge ein Prisma bringt, welches das Bild nach oben oder unten verschiebt (Helmholtz), oder wenn man zwei nebeneinander befindliche stereoskopische Ansichten ohne Apparat zur Deckung bringt (vgl. unten Fig. 179), und nun das Blatt langsam in seiner Ebene dreht; jedes Auge folgt dann seinem Bilde, das eine nach oben, das andere nach unten; die Elevationsdifferenz kann bis über 16° getrieben werden (Hermann). Auch macht, wenn man ein einzelnes Bild dreht, das entsprechende Auge abnorme Raddrehungen (vgl. S. 433), so daß das Einfachsehen bestehen bleibt. Man ersieht hieraus, daß die Gesetze der motorischen Korrespondenz dem Zwecke des binokulären Einfachsehens untergeordnet sind, und sich wahrscheinlich unter diesem Einfluß entwickelt haben. Dem Individuum sind sie angeboren; schon der Neugeborene fixiert binokulär.

Da die Bewegungen beider Augen keineswegs symmetrisch sind (nur bei Fixierung median gelegener Objekte ist dies der Fall), so ist zur Erklärung der motorischen Korrespondenz die sehr wahrscheinliche Annahme gemacht worden (Hering), daß das Doppelauge zwei Bewegungstendenzen hat: 1) gleiche Erhebung und gleiche Seitenwendung: dies würde, für sich genommen, stets Parallelismus der Sehaxen bedingen; 2) gleiche Einwärts- oder Auswärtsdrehung. Aus dem Zusammenwirken dieser beiden Momente folgt die wirkliche Einstellung in jedem Einzelfalle, wobei Kompensationen, sei es der antagonistischen motorischen Innervationen, sei es der antagonistischen Muskelzüge, stattfinden.

Der zentrale Konnex der Augenmuskelnerven hat seinen Sitz in den Vierhügeln. Mit der zweiten eben genannten Bewegung ist zugleich die Akkommodation und die Pupillenverengerung beider Augen dergestalt assoziiert, daß auch diese beiderseits im allgemeinen stets gleich sind. Jedoch gilt dies nur für diejenigen Tiere, welche wie der Mensch ein gemeinsames Gesichtsfeld und nur partielle Kreuzung der Sehnerven haben (Luchsinger, Steinach).

Beim Menschen ist Akkommodation und Pupillenweite auch bei asymmetrischen Augenstellungen meist gleich. Nur bei Asymmetrie beider Kopfhälften, welche sehr häufig ist, pflegen auch die Pupillen ungleich zu sein, und zwar auf der kleineren Seite weiter (Iwanow). Wird ein Auge atropinisiert, so verengt sich durch den größeren Lichteinfall die andere Pupille.

V. Das binokuläre Sehen.

Beim gewöhnlichen Sehen wirken beide Augen zusammen; die Vorteile, welche dadurch geboten werden, sind: 1. Korrektionen von Män-

geln eines Auges durch das andere; z. B. korrespondiert der blinde Fleck des einen Auges mit einer sehenden Stelle des andern (s. unten); 2. eine vollkommenere Raumanschauung, indem das Betrachten eines Gegenstandes von zwei verschiedenen Standpunkten aus statt einer bloßen Flächenprojektion auch die Ausdehnung in der dritten Dimension zur Anschauung bringt; 3. genauere Schätzung der Größe und Entfernung der Gegenstände.

Der Abstand beider Augen, resp. ihrer Drehpunkte (S. 430), variiert mit der Schädelbreite, etwa zwischen 60 und 75 mm. Als Mittelwert wird 63,5 mm angegeben (Volkmann). Der Abstand der Drehpunkte wird am genauesten folgendermaßen bestimmt (Helmholtz): Mittels eines Zahnbrettchens wird in Augenhöhe ein horizontaler Papierstreif in Sehweite am Kopf befestigt, und so lange verkürzt, bis bei paralleler Gesichtslinienstellung die Doppelbilder des Streifens sich grade berühren; die nunmehrige Länge ist der gesuchte Abstand.

1. Die Korrespondenz beider Netzhäute.

Trotz des Sehens mit zwei Augen erscheinen die Gegenstände im allgemeinen einfach; dies kann nur dadurch geschehen, daß die Erregung gewisser zusammengehöriger Punkte beider Netzhäute im Bewußtsein an dieselbe Stelle des Raumes verlegt wird, mit anderen Worten: daß beide Augen nur Ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld haben, und daß die durch Erregung zweier zusammengehöriger Punkte entstehenden Lichteindrücke an Einer Stelle jenes Gesichtsfeldes erscheinen. Solche zusammengehörige Netzhautpunkte nennt man zugeordnete, korrespondierende oder identische.

Werden korrespondierenden Netzhautgegenden Objekte dargeboten, die nach Kontur, Helligkeit oder Farbe verschieden sind, so tritt meist abwechselnd das eine und das andere im gemeinsamen Gesichtsfelde auf (Wettstreit der Gesichtsfelder). Nur Figuren, die sich bequem zu einer einheitlichen vereinigen lassen, geben ein zusammengesetztes, aber auch hier sehr schwankendes Bild. Binokuläre Mischung von Helligkeiten und Farben tritt bei manchen Personen nie auf, während sie anderen gelingt (über dabei auftretende Glanzempfindung s. unten). Die Eindrücke beider Augen können mit einander simultanen und sukzessiven Kontrast geben nach denselben Prinzipien, als ob die erregten Elemente demselben Auge angehörten.

Die binokuläre Farbenmischung gelingt am besten, wenn die farbigen Objekte gleich konturiert sind (Briefmarken) und stereoskopisch kombiniert werden (Schenck). Ob man, wenn nur Einem Auge Licht dargeboten wird, ohne weiteres unterscheiden kann, ob es das rechte oder das linke ist, ist streitig.

Die angeführten Tatsachen, sowie einige unten zu erwähnenden Erfahrungen der Stereoskopie, lehren, daß auch bei binokulärer Vereinigung die Erregungen beider Augen gesondert bestehen, die Identität also unmöglich darin bestehen kann, daß vermöge zentraler Verbindung zweier korrespondierender Optikusfasern dieselben nur Eine gemeinsame Nervenzelle erregen. Eine ungleich wahrscheinlichere Erklärung ist die, daß die Eindrücke identischer Stellen nur in Hinsicht auf Raumanschauung durch einen psychischen Akt verschmolzen werden, und diese Verschmelzung empiristisch erworben ist durch die Erfahrung, daß sie wirklich bei richtigem Gebrauch der Augen immer von Einem Objekt herrühren. Diese Annahme erklärt zugleich die beim stereoskopischen Sehen vorkommenden Abweichungen vom strengen Identitätsgesetz, sowie die Konvergenz der vertikalen Trennungslinien, die aus der Geläufigkeit des Fußbodens als Hauptobjekt abgeleitet werden kann (s. unten). Endlich können Schielende eine Korrespondenz von normal durchaus nicht identischen Netzhautstellen erwerben.

Die Frage des Verhaltens der Optikusfasern im Chiasma hat für die Entscheidung dieser Fragen wenig Bedeutung. Beim Menschen findet eine ungefähr halbe Kreuzung im Chiasma statt, und zwar so, daß die beiden rechten Netzhauthälften schließlich ihre Fasern in den rechten Traktus, die beiden linken in den linken senden; dies läßt sich namentlich durch die partielle Degeneration in beiden Traktus nach Exstirpation des einen Auges nachweisen (Gudden u. A.). Der gekreuzte Anteil liegt beim Menschen und Hunde medial, bei Kaninchen und Katze lateral. Streitig und anscheinend individuell wechselnd ist das Massenverhältnis des gekreuzten und des ungekreuzten Teiles. Bei Lähmung eines Traktus entsteht infolge der halben Kreuzung gleichnamige Hemiopie, d. h. Erblindung zweier korrespondierender Netzhauthälften, also Wegfall einer Hälfte des Gesichtsfeldes. Aehnliche Erscheinungen treten bei Tieren nach einseitigen Exstirpationen des Okzipitallappens auf (vgl. S. 304).

In der Tierreihe schwankt der relative Kreuzungsbetrag des Chiasma sehr bedeutend; es gibt Tiere mit unzweifelhaft totaler Kreuzung (bei Knochenfischen geht sogar ein Optikus ohne Verbindung über den andern hinweg). Merkwürdigerweise sind beim Menschen Fälle ohne jede Kreuzung, d. h. ohne Chiasma, bei normalem Sehakt, beobachtet (Vesal u. A.); da übrigens äußere Kreuzungen innerhalb des Gehirns ganz oder teilweise kompensiert oder durch innere ersetzt werden können, so verliert die Frage viel von ihrer Bedeutung für die Physiologie der Identität, zumal wenn letztere erworben und veränderlich ist. Zu beachten ist, daß bei sehr vielen Tieren die Augen seitwärts gerichtet sind, ihre Gesichtsfelder also nicht gemeinsam sind, sondern sich ergänzen (vgl. auch S. 436).

Die beiden Schemata Fig. 169 verdeutlichen die angegebenen Verhältnisse für Mensch und Hund; bei letzterem divergieren die Gesichtslinien S, und der Sehnerv tritt weit näher der Mitte c in das Auge ein, als beim Menschen. Es bedeutet Ch Chiasma, T Tractus, N Nervus opticus; die zum rechten Traktus gehörigen Fasern und Netzhautteile sind mit r, die zum linken gehörigen mit l bezeichnet. Man sieht, daß beim Hunde etwa $^2/_3$ der Sehnervenfasern sich im Chiasma kreuzen. Die Fasern und die von ihnen versorgten Netzhautabschnitte sind in der Punktierungsart gleich behandelt.

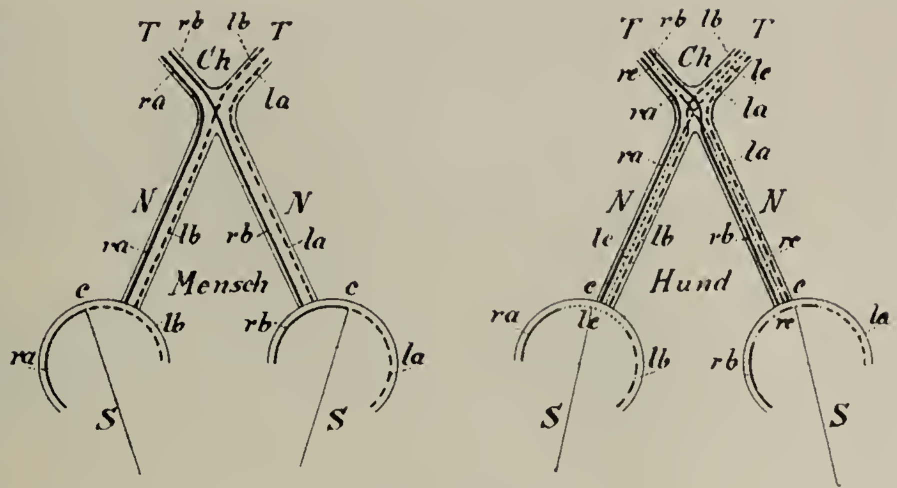
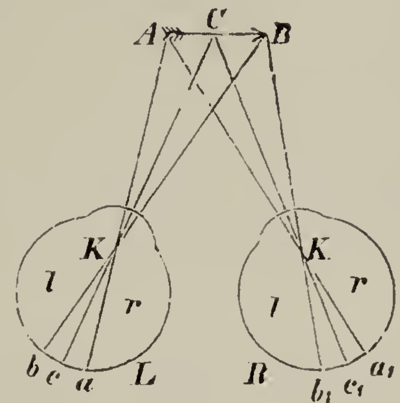
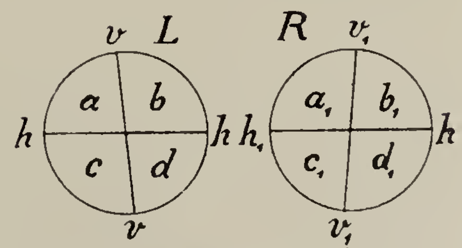


Fig. 169.

2. Die Lage der identischen Punkte und der Horopter.

Ueber das Lageverhältnis der identischen Punkte ergeben sich sofort folgende Gesetze: 1. Da ein mit beiden Augen fixierter Punkt C (Fig. 170) einfach erscheint, so müssen die beiden Endpunkte der Gesichtslinien c und c_1 identische Punkte sein. 2. Fixiert man nun die Mitte C eines Gegenstandes, welcher einfach erscheint, so müssen, wie die Figur ergibt, für alle Punkte der rechten Hälfte einer Netzhaut die identischen Punkte in der rechten Hälfte der anderen liegen, und umgekehrt (daher das S. 437 erwähnte Verhalten, betr. den blinden Fleck); ferner für die der oberen Netzhauthälfte eines Auges in der oberen des anderen, für die der unteren in der unteren des anderen. Sind die Kreise L und R (Fig. 171) Projektionen der beiden Netzhäute, so sind die gleichbezeichneten Quadranten a, a_1 u. s. w. identisch. Die beiden Meridiane hh, vv etc., welche diese identischen Quadranten trennen, heißen Trennungslinien.


Fig. 170.


Fig. 171.

Zieht man bei einer gewissen Augenstellung für je zwei identische Punkte die zugehörigen Sehstrahlen, und verlängert sie über das Auge hinaus, bis sie sich (wenn überhaupt) schneiden, so sind die Durchschnittspunkte offenbar Punkte, welche bei dieser Augenstellung einfach erscheinen. Den Inbegriff aller derjenigen Punkte im Raum, welche bei

einer bestimmten Augenstellung einfach erscheinen, nennt man den Horopter für diese Stellung. Hätte man für eine Augenstellung den Horopter auf irgend eine Weise vollständig ermittelt, so wäre dadurch offenbar das Lageverhältnis der identischen Punkte bestimmt, und für jede andere Augenstellung der Horopter zu konstruieren. Umgekehrt kann man für jede Augenstellung den Horopter aus dem Lageverhältnis ableiten. In Bezug auf letzteres ist nun die einfachste Annahme die, daß, wenn man beide Netzhäute sich mit den entsprechenden Trennungslinien aufeinander gelegt denkt, alle sich deckenden Retinapunkte identische seien. Dies ist jedoch, auch abgesehen von der nicht genau sphärischen Gestalt der Netzhaut (von welcher man sich unabhängig machen kann, indem man statt der identischen Netzhautpunkte identische Richtungslinien annimmt), nicht in aller Strenge der Fall. Namentlich sind die vertikalen Trennungslinien nicht mit den vertikalen Meridianen (S. 431) identisch. Liegen die horizontalen Meridiane (Trennungslinien) in Einer Ebene, so konvergieren die vertikalen Trennungslinien für die meisten Augen etwas nach unten (Helmholtz, Volkmann), wie in Fig. 171 (vv) übertrieben dargestellt. Die vertikalen Trennungslinien sind zugleich die scheinbar vertikalen Meridiane; d. h. ihre Bilder erscheinen zu denen der horizontalen senkrecht, obgleich sie es nicht wirklich sind. Der Winkel zwischen vv und $v_1 v_1$ beträgt 0 bis 3°, und kann merkwürdigerweise in kurzer Zeit beträchtlich schwanken (Donders).

Mit Hilfe der obigen Annahme und der eben erwähnten Abweichung läßt sich durch geometrische Ableitung oder durch Rechnung der Horopter feststellen. Die Resultate der Rechnung werden durch Versuche bestätigt, woraus sich umgekehrt die Richtigkeit des angegebenen Lageverhältnisses der identischen Punkte ergibt.

Eine allgemeine Ableitung des Horopters kann auf folgendem Wege geschehen (Helmholtz): Jeder Netzhautpunkt kann als Durchschnittspunkt eines Meridianes und eines Parallelkreises (Kreise, welche konzentrisch um die Fovea centralis, gleichsam den Pol der Netzhautkugel, verlaufen) betrachtet werden. Man kann nun berechnen: 1. den Meridianhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnittslinien von je zwei durch identische Meridiane (und die Knotenpunkte) gelegten Ebenen; 2. den Zirkularhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnitte von je zwei durch identische Parallelkreise und die Knotenpunkte gelegten Kegelflächen; es ist dann 3. der Punkthoropter, d. h. der gesuchte Horopter der identischen Punkte, offenbar der Durchschnitt des Meridianhoropters und des Zirkularhoropters, also, als Durchschnitt zweier Flächen, im allgemeinen eine Raumkurve.

Eine zweite Ableitungsmethode (Hering, Helmholtz) läßt die Ebene des vertikalen Meridians um die Höhenaxe, und die des horizontalen um die Queraxe rotieren,

die so erhaltenen Netzhautschnitte heißen Längs- und Querschnitte. Längsschnitte von gleichem Breitenwinkel (d. h. Winkel mit der Ebene des Vertikalmeridians) sind identisch; die Durchschnittslinien der Ebenen identischer Längsschnitte bilden zusammen den Horopter der Längsschnitte. Ebenso bilden die identischen Querschnitte (von gleichem Längenwinkel) ein System von Durchschnittslinien, den Horopter der Querschnitte. Der Durchschnitt beider Horopter ist der gesuchte Punkthoropter.

Beide Methoden müssen natürlich bei richtiger Ausführung gleiche Resultate geben. Indessen hat jede derselben ihr besonderes Interesse, weil nicht bloß der Punkthoropter, sondern auch die Linienhoropter, welche zu dessen Ermittelung führen, von Bedeutung sind; dies gilt namentlich von dem oben erwähnten Meridianhoropter. Eine grade Linie, welche in einem Punkte fixiert wird, bildet sich nämlich offenbar in einem Netzhautmeridian ab. Wenn nun eine Linie auf zwei identischen Meridianen sich abbildet, so muß sie einfach erscheinen, auch wenn die einzelnen Punkte derselben nicht auf identische Punkte fallen. Denn die Doppelbilder werden sich dann im gemeinsamen Sehfelde so decken, wie die Linien AB und ab in Fig. 172. Der Meridianhoropter oder die Normalfläche (v. Recklinghausen) hat also die Eigenschaft, daß zwar nicht alle in ihm liegenden Punkte, aber wohl alle in ihm liegenden graden Linien einfach erscheinen.

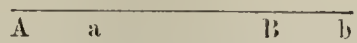


Fig. 172.

Für die praktische Ausführung der Berechnung ist die erste der oben genannten Methoden vorteilhafter, namentlich weil sie eine Berücksichtigung der S. 440 erwähnten Abweichung der physiologischen Vertikalmeridiane gestattet. Auf die Resultate dieser Berechnung kann hier nicht eingegangen werden, weil eine erschöpfende Behandlung des schwierigen Horopter-Problems die Grenzen dieses Buches überschreiten würde. Statt dessen werden im folgenden diejenigen Horopterbestimmungen behandelt werden, welche sich durch einfache geometrische Betrachtung ergeben.

1. In der Primärstellung und bei den Sekundärstellungen mit parallelen und geradeaus gerichteten Gesichtslinien ist der Horopter eine der Visierebene parallele Ebene, welche durch den Schneidepunkt der beiden Höhenaxen geht. Da es aber hier sich um die physiologischen Höhenaxen handelt, welche nach unten konvergieren (S. 440), so liegt die Horopterebene, statt unendlich weit nach unten entfernt, etwa 1,5 Meter unter der Visierebene. Ist also der Blick horizontal geradeaus in die unendliche Ferne gerichtet, so ist der Fußboden die Horopterfläche, was für das Sehen in dieser Stellung von Wichtigkeit ist (Helmholtz). Doch soll ein hierzu passender Meridianwinkel nur bei einzelnen Personen vorkommen (Hering; Donders & Moll).

2. Bei konvergenten symmetrischen Sekundärstellungen ohne Raddrehung, d. h. mit Primärlage der Visierebene, besteht der Horopter aus zwei Linien: a) einem durch den fixierten Punkt und beide Knoten-

punkte gehenden Kreise in der Visierebene (J. MÜLLER), b) einer zu diesem senkrechten durch den fixierten Punkt gehenden Graden (PREVOST).

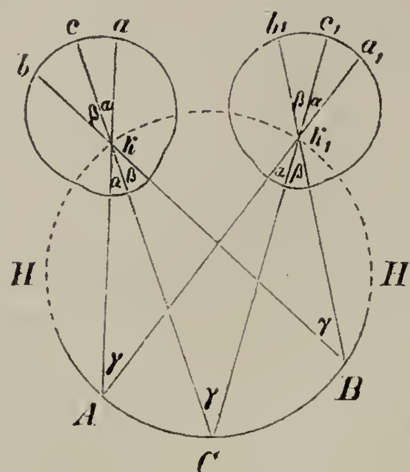


Fig. 173.

Zu a). In Fig. 173 sind die beiden Augenquerschnitte durch die horizontalen Trennungslinien gelegt, die Ebene des Papiers also Visierebene, c und c_1 sind die Endpunkte der Gesichtslinien, C der fixierte Punkt. Die identischen Punkte zu zwei Punkten der horizontalen Trennungslinie, a und b, sind a_1 und b_1. Die zugehörigen Sehstrahlen schneiden sich in den Punkten A und B, welche also Punkte der gesuchten Horopterlinie sind. Man sieht nun sofort, schon aus der Winkelbezeichnung an den Knotenpunkten k und k_1, daß die Winkel γ bei A, B, C sämtlich einander gleich sind. Sie müssen also, da sie die gemeinschaftlichen Fußpunkte k und k_1 haben, sämtlich Peripheriewinkel eines zugleich durch k und k_1 gehenden Kreises HH sein, in welchem sich auch die Sehstrahlen aller übrigen identischen Punkte der horizontalen Trennungslinien schneiden. Zu b). In Fig. 174, welche auf Papier abzuzeichnen und längs der Linie HH so zu brechen ist, daß beide Seiten konvergieren, sind die beiden Augendurchschnitte durch die vertikalen Trennungslinien gelegt, so daß die beiden konvergierenden und sich in HH schneidenden Ebenen die der vertikalen Meridiane sind; man sieht nun sofort, daß die Sehstrahlen aller Punkte der Trennungslinien, welche gleichweit vom Endpunkt c, c_1 der Gesichtslinie entfernt sind, also z. B. a und a_1, b und b_1 sich in Punkten der Durchschnittslinie HH treffen. In Wirklichkeit ist aber die mediane Horopterlinie nicht genau senkrecht zur Visierebene, weil die wahren vertikalen Trennungslinien nicht vertikal zu derselben stehen (S. 440). — Alle identischen Sehstrahlenpaare, die nicht zum vertikalen oder horizontalen Meridian gehören, schneiden sich überhaupt nicht.

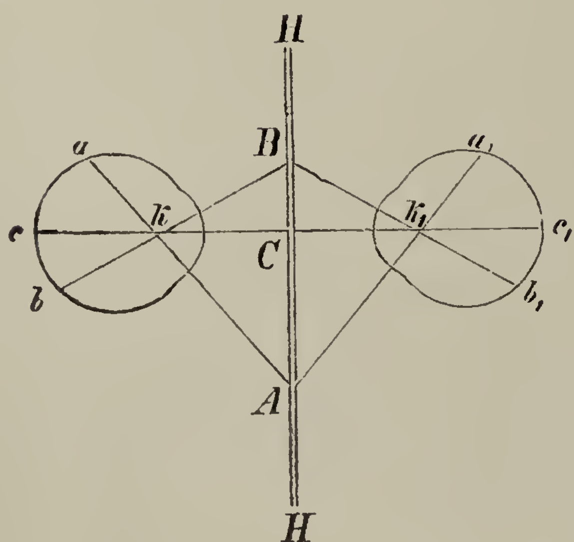


Fig. 174.

3. Bei (symmetrischen) Sekundärstellungen mit Raddrehung bilden sowohl die vertikalen als die horizontalen Trennungslinien beider Augen miteinander Winkel. Legt man durch jede vertikale Trennungslinie eine Ebene, so schneiden sich diese beiden in einer zur Visierebene geneigten graden Linie (den Augen oben näher beim Blick nach oben und innen oder nach unten und außen), auf welche sich der Horopter hier beschränkt.

Dies verdeutlicht Fig. 175, welche ebenso wie Fig. 174 abzuzeichnen und in HH

zu brechen ist. In dem geknifften Modell ist cCc_1 die Visierebene und HH die zu ihr geneigte Durchschnittslinie der beiden Trennungsebenen, wie in Fig. 174. Man sieht nun, daß auch die Sehstrahlen aller in den vertikalen Trennungslinien gelegenen identischen Punkte, z. B. a und a_1, b und b_1, sich in HH schneiden, daß diese Linie also den Horopter der vertikalen Trennungslinien darstellt. — Legt man auch durch die horizontalen Trennungslinien Ebenen, so schneiden sich auch diese in einer Linie; die Sehstrahlen identischer Punkte der horizontalen Trennungslinien könnten sich also, wenn überhaupt, nur in dieser Linie schneiden. Zieht man aber von irgend einem Punkte der letzteren zwei Sehstrahlen, so treffen diese, wie man leicht einsieht, auf symmetrische, also nicht auf identische Quadranten der horizontalen Trennungskreise. Hieraus folgt umgekehrt, daß die Sehstrahlen der identischen Punkte der horizontalen Trennungslinien sich bei Tertiärstellungen (S. 432) überhaupt nicht schneiden, daß es für sie also keinen Horopter gibt.

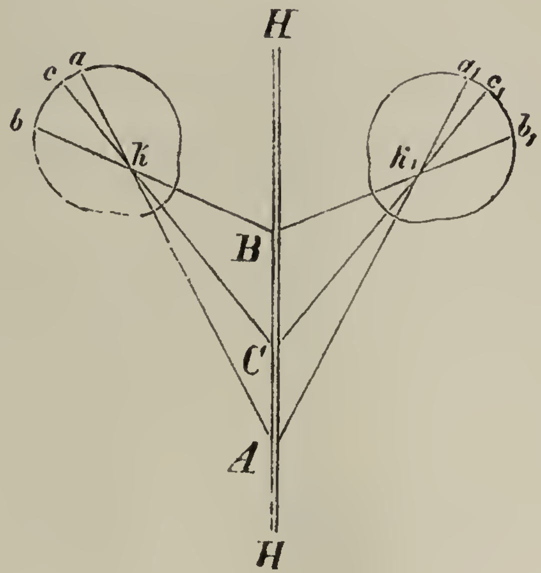


Fig. 175.

Bisher war nur von symmetrischen Augenstellungen die Rede; auf die unsymmetrischen, bei welchen der fixierte Punkt ungleich weit von den beiden Knotenpunkten entfernt ist, kann hier nicht eingegangen werden. Ganz allgemein ist der Horopter eine Raumkurve (S. 440), die nur in den erwähnten besonderen Fällen in Kreise, resp. grade Linien ausartet, und bei vielen Stellungen sich auf den fixierten Punkt beschränkt.

Zu erwähnen ist noch außer dem bisher betrachteten Punkthoropter der Meridianhoropter oder die Normalfläche, deren Eigenschaften schon S. 441 angegeben sind. Dieselbe ist (v. Recklinghausen) bei konvergenten Sekundärstellungen eine auf der Visierebene im Fixationspunkte senkrechte Ebene; bei symmetrischen Tertiärstellungen ein Doppelkegel, dessen Spitze im fixierten Punkte liegt. — Aus ersterem ergibt sich die wichtige Folgerung, daß in einer vor dem Auge befindlichen Ebene, vorausgesetzt daß sie, wie wohl meistens, in Sekundärstellung betrachtet wird, jede grade Linie einfach erscheinen muß, sobald ein Punkt derselben ins Auge gefaßt wird. — Versuche haben außerdem ergeben, daß alle in der Normalfläche liegenden Graden, und nur diese, senkrecht zur Medianebene erscheinen, auch bei Tertiärstellungen, in welchen ihre wirkliche Richtung eine andere ist. Betrachtet man nämlich einen Drahtstern, dessen Strahlen in einer Ebene liegen, mit Fixation seines Mittelpunkts, so erscheint er nur in Sekundärstellungen eben, verkrümmt dagegen in Tertiärstellungen, und zwar weichen die Strahlen scheinbar in entgegengesetzter Richtung als die Normalfläche von der Ebene ab; erst dann erscheint der Stern in der Tertiärstellung eben, wenn man ihm künstlich die der Normalfläche entsprechende Krümmung gibt. — Andere Versuche zeigen, daß jeder leuchtende Punkt, für dessen Entfernungsschätzung die anderen Mittel (s. unten) fehlen, auf der Richtungslinie in die Normalfläche projiziert wird. Wie es scheint, ist also diese Fläche unseren Augen

sehr geläufig und höchst wahrscheinlich spielt sie auch beim körperlichen Sehen eine große Rolle, indem die Lage jedes nicht in ihr liegenden Punktes nach ihr bemessen wird.

3. Die Doppelbilder.

Die Gegenstände, deren Bilder auf nicht identische (disparate) Netzhautpunkte fallen, müssen doppelt gesehen werden. Doch tritt dies nur dann stark hervor, wenn die Abweichung groß ist, und besonders, wenn die Gegend der Netzhautmitte beteiligt ist, wie bei Schielenden. Hier geht die Gesichtslinie des einen Auges weit am Fixationspunkt des andern vorbei, so daß das Bild des fixierten Punkts auf sehr disparate Netzhautpunkte fällt (die allerdings identisch werden können, vgl. S. 348). Man unterscheidet gleichseitige und gekreuzte Doppelbilder, je nachdem die Gesichtslinien sich vor oder hinter dem fixierten Punkt *F* (Fig. 176) kreuzen. Man sieht sogleich, daß die Punkte *A* und *B*, deren Bilder auf symmetrische, also disparate Netzhauthälften fallen, in Doppelbildern erscheinen, und zwar *A* in gleichseitigen, *B* in gekreuzten. Der Ort der Doppelbilder wird übrigens nicht, wie früher behauptet wurde, in die Entfernung des fixierten Punktes, sondern in die wahre Entfernung verlegt (Helmholtz, Hering).

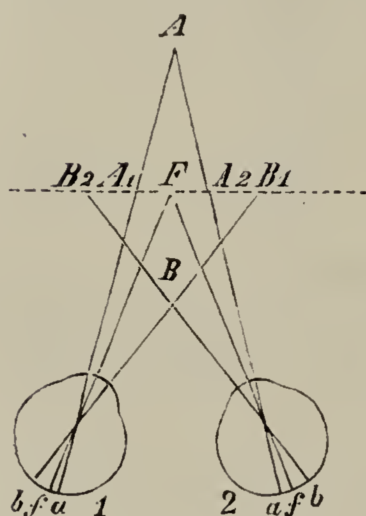


Fig. 176.

Daß im allgemeinen nur einfache Bilder zum Bewußtsein kommen und von Verwirrungen im Sehfelde durch Verschmelzung nicht zusammengehöriger Bilder nichts bemerkt wird, hat seinen Grund wahrscheinlich in folgenden Umständen: 1. Die direkt gesehenen und hauptsächlich beachteten Gegenstände erscheinen unter allen Umständen einfach, so lange das Visiergesetz (S. 435) befolgt wird. 2. Die einfach erscheinenden Gegenstände erregen denselben Teil des Seelenorgans mit doppelter Energie. 3. Die Augen akkommodieren immer zugleich für diejenigen Gegenstände, für welche ihre Axen eingestellt sind, so daß diese schärfer erscheinen als die nicht im Horopter gelegenen (S. 393). 4. Das Bewußtsein bringt unter Umständen auch Bilder nicht identischer Punkte zur Deckung (vgl. unten bei der Stereoskopie).

4. Die Wahrnehmung der Tiefendimensionen und die Stereoskopie.

a. Das körperliche Sehen.

Obwohl schon mit Einem Auge die Tiefendimension vermöge der Perspektive, und der Veränderung der Projektion bei Veränderung des Stand-

punktes, wahrgenommen wird, ist diese Wahrnehmung beim binokulären Sehen viel sicherer und vollkommener. Es ist z. B. sehr schwer, mit Einem Auge einen Faden durch ein Nadelöhr zu bringen. Auch lassen geometrisch einfache perspektivische Zeichnungen von Körpern stets eine doppelte Auslegung zu, indem Vorn und Hinten in der Anschauung vertauscht werden kann. So erscheinen in Fig. 177 die abgestumpften Pyramiden nach Belieben als hohl oder massiv, d. h. mit abgewandter oder zugewandter Abstumpfungsfläche.

Die binokuläre Tiefenwahrnehmung beruht darauf, daß auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene perspektivische Bilder des Gegenstandes fallen. Nur kongruente Netzhautbilder jedoch können durchweg identische Punkte treffen; bei veränderlicher Augenstellung kann deshalb nur ein Teil des Körpers einfach, muß das übrige eigentlich doppelt erscheinen. Sind z. B. *L* und *R* (Fig. 177) die beiden perspektivischen Netzhautbilder einer vor dem Gesicht befindlichen abgestumpften Pyramide, die ihre Spitze den Augen zukehrt, so können nur entweder allein die Bilder der Grundfläche, oder allein die der Abstumpfungsfläche auf identische Punkte fallen; im ersteren Falle erscheint die kleine Fläche doppelt, im zweiten die große. Dennoch werden beide Bilder zu einem, und zwar körperlichen Gesamteindruck vereinigt. Eine einfache Erklärung hierfür wäre folgende (Brücke): Die beiden Augen

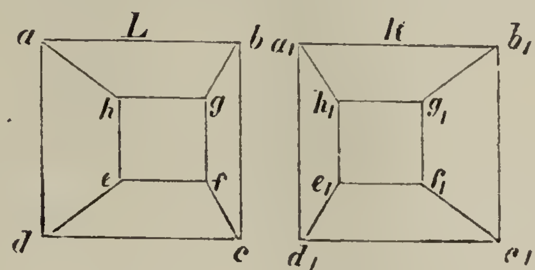


Fig. 177.

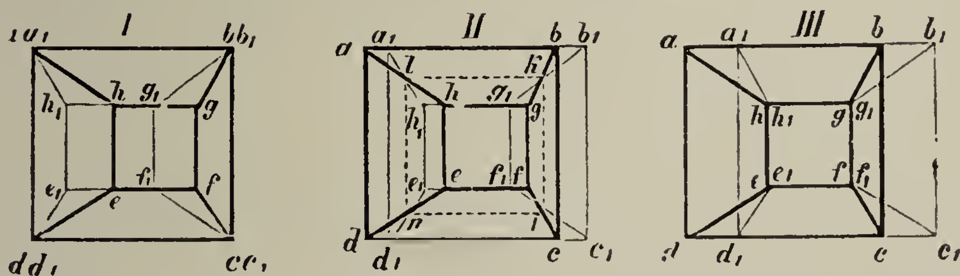


Fig. 178.

sind in fortwährender Bewegung, ihre Konvergenz schwankt so hin und her, daß nach einander die Bilder aller Querschnitte der Pyramide auf identische Punkte der Netzhaut fallen. In Fig. 178 sind aus der hierbei entstehenden Reihe von Vereinigungseindrücken drei ausgewählt, indem die Bilder der Grundfläche, einer mittleren und der Endfläche zusammenfallen. Da nun für den Eindruck III die Augen stärker konvergieren müssen als für I, und die Konvergenz ein Mittel zur Schätzung der Entfernung ist (s. unten), so entsteht der Eindruck, daß die Flächen *efgh*,

ikln und *abcd* hinter einander liegen, also der Eindruck des Körperlichen.

Gegen diese Erklärung spricht aber die Erfahrung, daß die verschwindend kurze Beleuchtung durch einen elektrischen Funken genügt, um zwei einfache stereoskopische Zeichnungen zu einem körperlichen Eindruck zu verschmelzen (Dove); in diesem Moment können keine Augenbewegungen stattgefunden haben. Auch Nachbilder solcher Zeichnungen können noch stereoskopisch verkörpert werden (Engelmann).

Uebrigens ist die Brücke'sche Erklärung der stereoskopischen Vereinigung durch die Momentanbeleuchtungsversuche nicht gänzlich zurückzuweisen, denn für komplizierte Gegenstände ist ein solches „Herumführen des Blickes" um dieselben jedenfalls sehr nützlich; auch genügt hier die Momentanbeleuchtung zum Erkennen des Körperlichen nicht.

Diese Tatsachen zwingen, die Identität der Netzhautpunkte so aufzufassen, wie S. 438 geschehen, nämlich als nur annähernd und als erworben. Identische Punkte sind also diejenigen, deren Bilder wir, durch Erfahrung belehrt, gewöhnlich verschmelzen. Wenn es aber zur Hervorbringung eines vernünftigen Eindrucks notwendig scheint, so verschmelzen wir auch die Bilder zweier nicht genau identischen Punkte, die wir unter gewöhnlichen Umständen als Doppelbilder wahrnehmen würden; es ergibt sich hieraus, daß gleichzeitig Bildteile, welche auf identische Punkte fallen, nicht vereinigt werden, ohne freilich als Doppelbilder deutlich wahrgenommen zu werden. Muß aber die Seele Bilder vereinigen, die nicht auf Deckpunkte fallen, so wird dies mit der Vorstellung verbunden sein, daß die entsprechenden Objektpunkte in dem Orte liegen, für welchen die Augen eingestellt werden müßten, damit die Bilder auf Deckpunkte fallen.

Stellt man drei vertikale Stäbe in einer frontalen Ebene vor den Augen auf, so wird es schon bemerkt, wenn der mittlere um $^1/_{500}$ des Abstandes aus der Ebene herausgerückt wird; seine beiden Netzhautbilder sind dabei nur um $^1/_8$ einer Zapfenbreite disparat; soviel genügt also schon zu einer Tiefenwahrnehmung; bei Verschiebungen in der Höhenrichtung machen selbst große Disparationen anscheinend keine Tiefenwahrnehmung (Heine).

b. Das Stereoskop.

Künstlich läßt sich das körperliche Sehen nachahmen, wenn man jedem Auge eine von seinem Standpunkte aus entworfene Zeichnung eines Körpers darbietet, nach Art der Fig. 177. Die Augen bringen auch hier sukzessive oder momentan die verschiedenen Teile der Zeichnung zur Deckung und so entsteht der Eindruck des Körpers. Hierauf beruht die Wirkung der Stereoskope. Ohne weiteren Apparat lassen

sich die nebeneinander liegenden Bilder *R* und *L* zur Deckung bringen, wenn man jede der beiden Augenaxen auf das entsprechende Bild richtet (Fig. 179). Da indes nur Wenige ihre Augen hinlänglich in ihrer Gewalt haben, um zwei verschiedene Punkte einer Fläche zu fixieren, an-

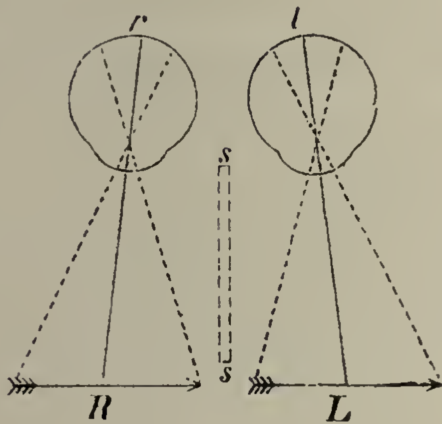


Fig. 179.

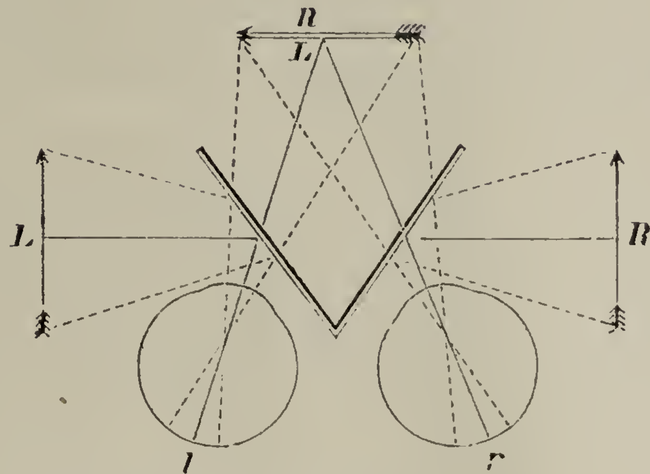


Fig. 180.

statt wie gewöhnlich die Axen in der betrachteten Fläche sich schneiden zu lassen (eine Erleichterung für Ungeübte bietet eine zur Ebene der Bilder vertikale Scheidewand *ss*, Fig. 179), so sind Vorrichtungen angegeben, um diese Anstrengung zu ersparen, und auch bei gewöhnlicher Augenstellung die Bilder auf identische Punkte zu werfen. Die beiden bekanntesten Stereoskope sind das Wheatstone'sche (Fig. 180) und das Brewster'sche (Fig. 181), beide aus den Figuren einleuchtend. Bei ersterem werden durch zwei konvergente Spiegel, bei letzterem durch zwei prismatische Gläser (Linsenhälften) *g*, *g*, beide Bilder auf Einen Ort verlegt, auf den die Augenaxen gerichtet sind (in Fig. 181 sollte dieser Ort, wegen der Lupenwirkung, mehr nach unten liegen).

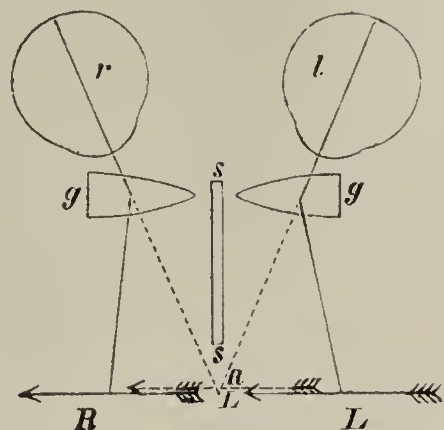


Fig. 181.

Bringt man zwei völlig gleiche Bilder in das Stereoskop, so erscheinen sie natürlich ganz wie ein einfaches. Sind sie aber in einer Kleinigkeit verschieden, die sich nur auf die Stellung gewisser Teile beschränkt, so müssen nach dem oben Erörterten diese Teile außerhalb der Fläche erscheinen, vor oder hinter derselben. Daher kann man das Stereoskop benutzen, um zwei gleiche, aber in kleinen versteckten Punkten verschiedene Bilder von einander zu unterscheiden, z. B. eine ächte und eine nachgemachte Kassenanweisung, zwei (immer etwas verschiedene) Abgüsse derselben Form u. dgl. (Dove).

Verwechselt man die beiden stereoskopischen Bilder eines Körpers,

z. B. die beiden Bilder der Fig. 177, so daß das für das rechte Auge bestimmte vor das linke gebracht wird und umgekehrt, so erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, die kleine Fläche *efgh* also hinter der großen. In der Tat unterscheiden sich bei einer hohlen und von innen betrachteten Pyramide die von beiden Augen gewonnenen perspektivischen Ansichten nur insofern von denen, welche von der massiven und von außen betrachteten Pyramide herrühren, daß im ersten Falle das rechte Auge dieselbe Ansicht gewinnt, wie im zweiten das linke. Beim Betrachten eines Gegenstandes von außen sieht das rechte Auge mehr von der rechten Seite als von der linken; die Fläche $b_1c_1f_1g_1$ (Fig. 177) ist daher größer als $a_1d_1e_1h_1$; beim Hineinsehen in einen hohlen Körper umgekehrt: das rechte Auge würde dann die Ansicht L gewinnen, wo *bcfg* kleiner ist als *adeh*. Ein solcher durch Verwechseln zweier stereoskopischer Bilder entstandener täuschender Eindruck heißt ein pseudoskopischer. Das Pseudoskop von Wheatstone (Fig. 182) ist ein Apparat, durch welchen die beiden einen Körper betrachtenden Augen einen pseudoskopischen Eindruck erhalten; jedes Auge erhält nämlich durch Totalreflexion von der Hypotenusenfläche eines rechtwinkligen Prismas den ihm zugehörigen Eindruck in verkehrter Anordnung, so daß er dieselbe Gestalt annimmt, wie sonst der dem anderen Auge zugehörige. Dadurch erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, während er seine Außenfläche den Augen zuwendet, und umgekehrt; begreiflicherweise ist der Apparat nur bei symmetrisch geformten Körpern anwendbar. Das katoptrische Pseudoskop von R. Ewald (Fig. 183) vertauscht gleichsam den Standpunkt beider Augen durch doppelte Reflexion an den Spiegeln s, s' und t, t'; u ist eine undurchsichtige Scheidewand.

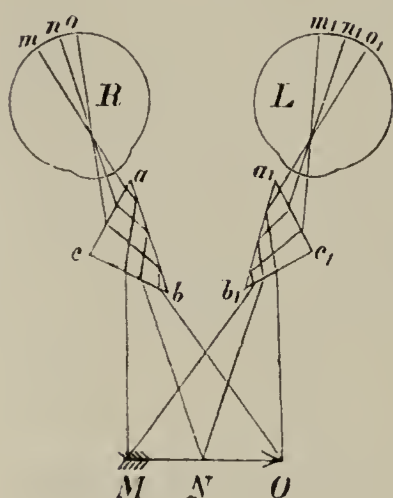


Fig. 182.

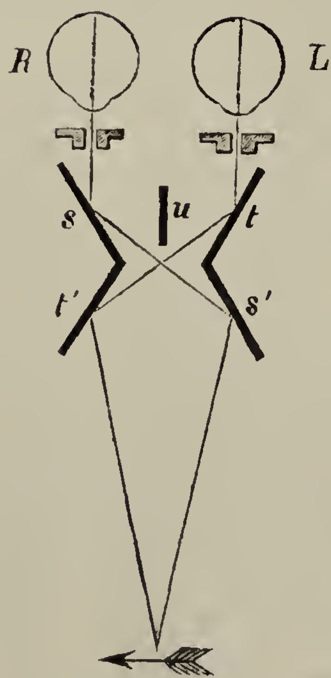


Fig. 183.

Sehr ferne Gegenstände, z. B. die am Horizont liegenden Landschaftsteile, erscheinen gewöhnlich flächenhaft ausgebreitet, wie auf einem Gemälde, weil die beiden Augen einander zu nahe stehen, um wesentlich verschiedene Ansichten der fernen Körper zu gewinnen. Zur künstlichen Vergrößerung des Abstandes beider Augenstandpunkte dient das Telestereoskop (Helmholtz),

ein WHEATSTONE'sches Stereoskop, dessen beide Bilder *L* und *R* (Fig. 180) durch zwei den inneren Spiegeln parallele, gegen den Horizont gewendete Spiegel ersetzt sind: die beiden Augen gewinnen hier Ansichten, als wenn sie den Ort der äußeren Spiegel einnähmen, und der Horizont erscheint daher verkörpert. Der Apparat kann natürlich auch mit den Linsen eines terrestrischen Fernrohrs beiderseits versehen werden und mit Prismen statt der Spiegel. Auch im Relieffernrohr von ZEISS sind die Spiegel durch Prismen ersetzt, und mit zwei astronomischen Fernröhren verbunden, welche, indem die Prismen zugleich die PORRO'sche Kombination bilden (S. 426), aufrechte verkörperte Bilder liefern.

c. Der stereoskopische Glanz.

Gibt man den beiden stereoskopischen Bildern eines Körpers verschiedene Helligkeit oder verschiedene Farbe, oder bringt man vor beide Augen verschieden helle oder verschieden gefärbte Flächen, so erscheint der Körper, resp. die Fläche glänzend. — Die wahrscheinlichste Erklärung hierfür ist folgende: Eine mit Einem Auge betrachtete Fläche scheint glänzend, wenn sie das Licht sehr regelmäßig reflektiert; jede vollkommen ebene oder vollkommen regelmäßig gekrümmte Fläche zeigt daher Glanz. Wird dieselbe Fläche mit beiden Augen betrachtet, so erscheint sie beiden mit verschieden starkem Glanz und in verschiedener Helligkeit, weil beide Augen unter verschiedenen Winkeln reflektiertes Licht empfangen. Erhalten nun umgekehrt beide Augen zwei an sich matte, aber verschieden helle Eindrücke, so schließt das Bewußtsein auf eine regelmäßig reflektierende, also beide Augen verschieden beleuchtende, mithin glänzende Fläche (HELMHOLTZ). Die beiden stereoskopischen Bilder einer glatten Kugel, welche den Lichtreflex an gesetzmäßig verschiedenen Stellen zeigen, geben aus demselben Grunde den Eindruck einer glänzenden Kugel.

Nicht so leicht ist die Erklärung des Farbenglanzes; eine ziemlich komplizierte ist folgende: Außer durch einfache regelmäßige Reflexion können noch gewisse Arten von Glanz entstehen durch Reflexion von mehreren dicht hintereinander befindlichen Flächen, auch wenn diese an sich matt sind. So beruht z. B. der Metallglanz darauf, daß das ein wenig durchsichtige Metall nicht bloß von seiner Oberfläche, sondern auch aus tieferen Schichten Licht reflektiert (BRÜCKE). Da nun für zwei verschiedene Farben von gleicher Entfernung eine etwas verschiedene akkommodative Einstellung notwendig ist (S. 401), so erscheint (s. unten) die eine Farbe etwas hinter der andern liegend, und so entsteht der Glanz (DOVE). Da glänzende Flächen bei dem beständigen Wechsel der Augenstellungen immer andere Reflexe zeigen, so könnte auch ein fortwährend wechselnder Lichteindruck den Eindruck des Glanzes geben, und der Farbenglanz also sich aus dem Wettstreit der Sehfelder erklären (S. 437). Indeß zeigt sich der binokuläre Glanz auch bei Momentanbeleuchtung (HELMHOLTZ).

VI. Das Augenmaß.

1. Die Schätzung der Entfernung und der Größe.

Das uniokulär gesehene Objekt kann in jeder beliebigen Entfernung und der ihr entsprechender Größe erscheinen, da die Größe des Netzhautbildes oder Sehwinkels nur über das Verhältnis zwischen Entfernung und Größe, nicht aber über deren absolute Werte Aufschluß gibt. Wir schätzen gewöhnlich die Entfernung bekannter Objekte nach deren scheinbarer Größe, und auch auf die Größe unbekannter Objekte ziehen wir Schlüsse, wenn uns die Entfernung bekannt ist, oder wir für sie andere Anhaltspunkte haben. Indirekte Entfernungsschätzungen finden ferner statt aus den relativen Verschiebungen der Gegenstände bei Bewegung des Kopfes, ferner aus der in der Entfernung abnehmenden Lichtstärke.

Direkte und nicht mit Ueberlegung verbundene Schätzung der Entfernung unbekannter Objekte kann mittels des Bewußtseins der Akkommodationsanstrengung stattfinden, jedoch nur für ziemlich nahe Objekte, da schon bei mäßiger Entfernung die Akkommodationseinstellungen kaum noch variieren. So erscheint ein Nachbild im Dunkeln, wo dasselbe nicht auf eine Fläche projiziert wird (im letzteren Falle ändert es seine scheinbare Größe mit der Distanz der Projektionsfläche), um so näher und kleiner, je stärker akkommodiert wird. Ferner erscheinen in einer rot und blau gemusterten Fläche die roten Felder etwas näher (Brücke, vgl. S. 401). Endlich erscheinen bei beginnender Atropinwirkung die Objekte kleiner (Mikropsie, Donders, Förster), weil größere Anstrengung des Akkommodationsapparates nötig ist: merkwürdigerweise aber zugleich entfernter, und nicht näher, weil das Bewußtsein der wirklichen Größe nun wieder logisch größere Entfernung verlangt (Aubert).

Beim binokulären Sehen kommt noch das Bewußtsein des Konvergenzgrades der Gesichtslinien als wesentliches Hilfsmittel hinzu, wie namentlich das sog. Tapetenphänomen (H. Meyer) beweist: Blickt man auf ein regelmäßig gemustertes Feld (Tapete, Stuhlgeflecht), läßt aber die Gesichtslinien vor oder hinter demselben sich schneiden, so entstehen Doppelbilder, welche aber wegen Deckung gleichartiger Teile wie ein einfaches Bild erscheinen. Letzteres aber hat seine scheinbare Lage in der Entfernung des Fixationspunktes, und das Muster erscheint daher zu nah und zu klein, resp. zu entfernt und zu groß.

2. Die Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene.

Die Schätzung von Längen geschieht im allgemeinen durch Vergleichung mit bekannten, und um so sicherer, je unmittelbarer die Vergleichung stattfinden kann. Zwei nach einander betrachtete Längen müssen, um als verschieden erkannt zu werden, einen ihrer absoluten Länge etwa proportionalen Unterschied haben, also entsprechend dem Weber'schen Gesetze (S. 330): die Unterschiedsempfindlichkeit beträgt etwa 1 pCt. (E. H. Weber). Ganz anders ist es natürlich, wenn die zu vergleichenden Linien unmittelbar und parallel neben einander liegen, wobei zur Wahrnehmung des Unterschiedes gar keine Längenschätzung nötig ist. — Distanzen, in welchen sich keine Objekte befinden, erscheinen kürzer als gleiche Distanzen, die mit Objekten erfüllt sind, z. B. erscheint in Fig. 184 die Distanz *ab* größer als *bc*, obwohl beide genau gleich groß sind; ebenso erscheinen die Quadrate der Fig. 185 in





Fig. 184.

Fig. 185.

der zu den Linien senkrechten Richtung aus gleichem Grunde verlängert, d. h. das erste höher als breit, das zweite breiter als hoch (Helmholtz). Der Grund dieser Erscheinung kann nur in psychologischen Motiven gesucht werden. Sie bewirkt vielleicht auch, daß uns das Himmelsgewölbe nicht halbkugelig, sondern uhrglasförmig erscheint, womit zusammenhängt, daß Sonne und Mond nahe dem Horizont größer erscheinen als im Zenith. Für diese Erscheinungen gibt es aber auch viele andere Erklärungsversuche.

Manche leiten die in Fig. 184 dargestellte Täuschung davon her, daß die Entfernung nach der Anstrengung der Blickführung bemessen wird; es ist aber leichter den Blick über eine leere Strecke hinwegzuführen. Da wir an horizontale Blickführung mehr gewöhnt sind, als an vertikale, erscheinen vertikale Linien etwas länger, als gleich lange horizontale; dies soll zu der in Fig. 185 dargestellten Täuschung beitragen. Aus analogen Umständen wird erklärt, daß bei dem Versuch, uniokulär eine horizontale Linie zu halbieren, die innere Hälfte zu groß ausfällt, und bei der Halbierung einer vertikalen die untere Hälfte; Einwärtsdrehung und Abwärtsdrehung des Blickes koste weniger Anstrengung als die entgegengesetzten Bewegungen, weil die betreffenden Muskeln kräftiger sind.



Fig. 186.

Eine sehr auffallende und noch nicht erklärte Erscheinung ist die, daß im Allgemeinen stumpfe Winkel zu klein und spitze zu groß erscheinen (HERING). In Fig. 186 erscheint aus diesem Grunde die Linie *f* als die Fortsetzung von *a*, während die wahre Fortsetzung *d* ist. Wird eine Linie durch sehr viele parallele Linien schief gekreuzt, so erscheint sie selber in angegebener Richtung verlagert. Hierauf beruht u. A. die höchst auffallende in Fig. 187 dargestellte Täuschung (nach ZÖLLNER und HERING); die sehr stark konvergent erscheinenden schrägen Linien sind in Wirklichkeit genau parallel. Aus gleichem Grunde erscheinen die beiden graden Linien *ab* und *cd* in Fig. 188 gekrümmt.


Fig. 187.

Auf dasselbe Prinzip führen BRENTANO u. A. die in Fig. 189 dargestellte Täuschung zurück. Die Linie *ab* erscheint beträchtlich länger als *cd*, obwohl beide gleich lang sind. Andere nehmen an, daß überhaupt Objekte, welche sich an eine Linie als Fortsetzung anschließen, dieselbe länger erscheinen lassen.

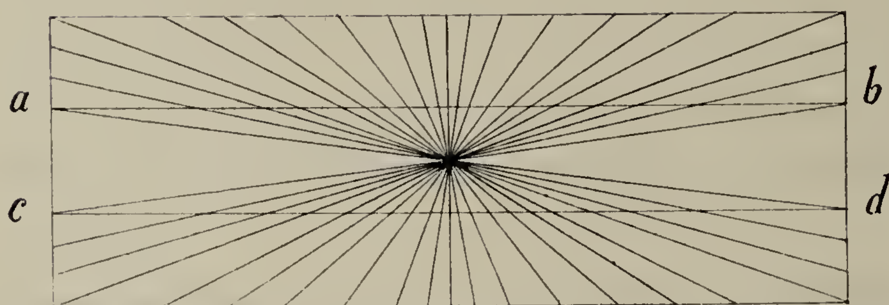


Fig. 188.

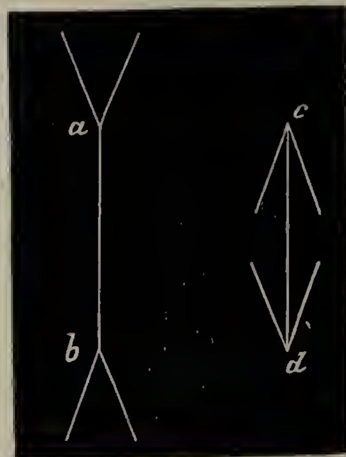


Fig. 189.

Hier mag auch noch erwähnt werden, daß im indirekten Sehen grade Linien häufig gekrümmt, und krumme Linien unter Umständen grade erscheinen. Vergrößert man die Zeichnung Fig. 166 (S. 432), etwa auf das 15fache, und fixiert den Mittelpunkt aus der in gleichem Maßstabe vergrößerten Entfernung *AB*, so erscheinen die hyperbolischen Kurven als

grade Linien; die Erklärung, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann, basiert auf dem Listing'schen Gesetze (Helmholtz).

Sehr groß ist die Zahl der teils auf diesen Verhältnissen, teils auf der Beeinflussung des Urteils durch Kontrast (S. 414 f.) beruhenden optischen Täuschungen; andere Täuschungen treten auf durch die Nachwirkungen gesehener Bewegungen u. dgl.

Von zahlreichen Erscheinungen dieser Art sei nur hier diejenige der „flatternden Herzen" erwähnt. Bringt man auf einer roten Karte eine blaue Figur an, oder umgekehrt, und bewegt man das Blatt hin und her, so scheint sich die Figur auf dem Grunde zu bewegen und aus der Ebene herauszuspringen. Die Erklärungen gehen zum Teil davon aus (Helmholtz), daß verschiedene Farben verschieden rasch auf die Netzhaut einwirken, also scheinbar verschieden schnell sich verschieben. Andere Erklärungsversuche beruhen auf der Chromasie des Auges (vgl. S. 401), auf den Nachbildern etc.

VII. Die Ernährung und der Schutz des Auges.

1. Der Blutlauf im Augapfel.

Die beiden gefäßreichen Häute des Augapfels, Netzhaut und Gefäßhaut, empfangen ihr Blut aus getrennten Arterien: die erstere aus der mit dem Sehnerven eintretenden Arteria centralis retinae (S. 404), die letztere hauptsächlich aus den Arteriae ciliares posticae (4—6 breves, welche mit etwa 20 Zweigen in den Augapfel eintreten, und 2 longae). Beide Arteriensysteme kommunizieren zwar in der Gegend der Eintrittsstelle des Sehnerven, aber anscheinend nur durch sehr enge Bahnen, welche bei Verschluß der Art. centralis nicht ausreichen, die Netzhaut zu ernähren. Das Venenblut der Netzhaut fließt durch die Vena centralis ab; die Gefäßhaut, welche ihr arterielles Blut von vorn (Art. cil. ant., und post. long.) und von hinten (Art. cil. post. brev.) erhält, gibt das Venenblut hauptsächlich in der Aequatorgegend durch die Venae vorticosae ab, zu einem kleinen Teile auch vorn, durch die Venae cil. ant. Die gröberen Netzhautgefäße liegen in der Faserschicht, die feinen reichen bis an die äußere Körnerschicht heran; die Stäbchen- und Zapfenschicht ist gefäßlos. Der Fläche nach sind die Netzhautgefäße sehr ungleich verteilt; die Stämme verlaufen von der Sehnervenpapille aus hauptsächlich nach oben und unten, und verzweigen sich dann seitlich; in der Höhe der Papille und der Macula lutea herrscht Armut an Gefäßen, und die Fovea centralis ist wenigstens in ihrer Tiefe vollständig gefäßlos. Die äußeren Netzhautschichten werden ohne Zweifel zum Teil von der Aderhaut mit ernährt, deren Kapillarnetz in der Gegend der Netzhautmitte am feinsten und dichtesten ist.

Für das Sehen ist der Kreislauf in der Netzhaut, also in der Art.

centralis retinae, unentbehrlich. Jede Unterbrechung desselben macht sofort Blindheit, ja schon starke Herabsetzung der Herztätigkeit (Ohnmacht) bewirkt „Schwarzwerden" vor den Augen. Bei längerer Kreislaufsunterbrechung tritt Atrophie der Netzhaut ein.

Die Blutbewegung in der Netzhaut kann entoptisch (S. 428), und bei Tieren mit großen Blutkörpern und kleinen Augen (von deren Netzhaut der Augenspiegel ein stark vergrößertes Bild liefert) auch ophthalmoskopisch beobachtet werden. Beim Menschen zeigt der Augenspiegel die Blutkörper nicht, auch für gewöhnlich keine Pulsationen, teils weil die Netzhautarterie zu den feinen Arterien gehört (vgl. Kap. VIII unter Puls), teils wegen des Augendrucks (s. unten). Wird aber der intraokuläre Druck pathologisch oder durch Fingerdruck auf den Augapfel erhöht, so tritt sichtbares Pulsieren ein, weil auf der Höhe der Pulswelle die Widerstände besser überwunden werden. Die Venen pulsieren meist schon normal, und zwar verengen sie sich systolisch; die Ursache wird in pulsatorischen Veränderungen des intraokulären Drucks gesucht. Die Respiration hat nur bei großer Energie Einfluß auf die Venen des Auges, und zwar im gewöhnlichen Sinne.

Verengernde und erweiternde Gefäßnerven für die Netzhaut führt der Sympathikus, und zwar durch Vermittlung des Trigeminus, zu. Wahrscheinlich existieren reflektorische Schutzvorrichtungen für Sicherung normalen Blutdrucks in der Netzhaut. Man rechnet hierher auch den unwillkürlichen Lidschluß beim Niesen.

2. Die Chemie und der Umsatz der Augenmedien.

Der Humor aqueus ist eine farblose Flüssigkeit, der Glaskörper eine farblose Gallerte. Beide sind wenig eiweißhaltig, und reagieren neutral oder schwach alkalisch. Die festen Bestandteile betragen 1,1 bis 1,3 pCt.; der Albumingehalt beider Flüssigkeiten wird zu 0,08—0,14 pCt. angegeben. der Glaskörper enthält auch Mucin und etwas Glutin, beide Spuren von Zucker und Fleischmilchsäure.

Ueber Erneuerung resp. Ersatz des Glaskörpers ist nichts Sicheres bekannt. Dagegen erneuert sich der Humor aqueus sehr schnell, wenn er durch eine Hornhautwunde zum Abfluß gebracht ist. Die Ersatzflüssigkeit ist eiweißreicher als die normale, und liefert Fibrin. Da Substanzen, welche irgendwo resorbiert sind, schnell in der vorderen Augenkammer auftreten, scheint auch für gewöhnlich ein beständiger Wechsel durch Resorption und kompensatorische Neubildung stattzufinden (s. auch unten). Als Absonderungsstätte werden die sehr gefäßreichen Wände

der hinteren Augenkammer, namentlich die Ziliarfortsätze und die Rückseite der Iris, angesehen, besonders weil die vordere Augenkammer bei vollständiger Verwachsung des Pupillarrandes mit der Linsenkapsel immer ärmer an Flüssigkeit wird (unter Vortreibung der Iris). Auch enthält sie keine solche, solange die fötale Pupillarmembran besteht, was freilich neuerdings bestritten wird (Hamburger). Ferner hört der Ersatz des Humor aqueus nach Exstirpation der Ziliarfortsätze auf (Deutschmann).

Von anderer Seite (C. Hamburger) wird behauptet, daß das Kammerwasser von der vorderen Irisfläche abgesondert wird. Die Ansicht, daß die Ziliarfortsätze das sekretorische Element darstellen, bestätigt sich auch dadurch, daß nach Entleerung des Kammerwassers das Epithel der Fortsätze, welches das Sekret zurückhält, blasenförmig abgehoben wird und platzt, wodurch zugleich der höhere Eiweißgehalt der Ersatzflüssigkeit sich erklären würde (Greeff). Indes ist der Eiweißgehalt von der Entwicklung dieser Blasen wenig abhängig (Bauer). Die Erneuerungssekretion folgt genau der Differenz des Druckes in den Ziliargefäßen und in der vorderen Kammer (Adamük, Nieskamoff), beruht also wahrscheinlich nur auf Filtration aus den Gefäßen der Ziliarfortsätze (s. oben). Der Eintritt in die vordere Augenkammer erfolgt lediglich durch die Pupille (Leber). Auch der Abfluß des Kammerwassers beruht vermutlich auf Filtration, und zwar aus den mit der vorderen Kammer kommunizierenden Fontana'schen Räumen in den Circulus venosus, resp. (bei Tieren) die Plexus venosi, des Schlemm'schen Kanals. Ein Lymphabfluß aus der vorderen Kammer findet nicht statt (Schwalbe, Leber), sonst könnte auch der Druck in derselben nicht so hoch sein. Da die erwähnte Filtration etwa 5 mm^3 Flüssigkeit p. min liefert, und die Menge des Humor aqueus beim Menschen 0,2—0.4 cm^3 beträgt, so würde das gesamte Kammerwasser sich in 40 bis 80 min erneuern können (Leber).

Ob das Produkt der Ziliarfortsätze auch am Irisrande in die vordere Kammer eindringen kann, ist streitig. Nach subkutaner Injektion von Farbstoffen (Fluoreszein) sieht man die erste Färbung als einen bei jeder Stellung vertikalen Meridianstreifen längs der Konkavität der Hornhaut (Ehrlich, Ulrich), was noch nicht ganz aufgeklärt ist.

Die in ihrem größten Teil gefäßlose Hornhaut hat anscheinend nur sehr geringen Stoffumsatz. Ihre Durchsichtigkeit geht sowohl in hypotonischen wie in hypertonischen Lösungen leicht verloren, wahrscheinlich weil sie auf Gleichheit des Brechungsindex der geformten Bestandteile und der durchtränkenden Säfte beruht. Normal wird die Hornhaut vorn und hinten von isotonischen Lösungen begrenzt (Tränenschicht, Kammerwasser); sie bleibt aber auch durchsichtig, wenn der Humor aqueus durch Luft ersetzt ist. Jedenfalls bilden die Epithelbeläge beider Flächen einen Schutz gegen osmotische Veränderungen; nach Abkratzen oder Zerfall derselben (in der Leiche) tritt leicht Trübung, resp. in Wasser Quellung ein (Leber).

Dagegen läßt die Hornhaut von außen leicht Substanzen, z. B. Atropin, in das Kammerwasser eintreten, aber ebenfalls leichter, wenn das vordere Epithel entfernt ist.

Diese Substanzen werden so schnell weiter befördert, daß ihre Menge im Kammerwasser stets äußerst gering bleibt (LEBER & KRÜKOW). [Der Konjunktivalsack scheint zur Resorption wenig beizutragen (ULRY & FRÉZALS).

Die Krystalllinse enthält 35 pCt. Eiweißstoffe verschiedener Art, etwa die Hälfte löslich (hauptsächlich Vitellin), die unlöslichen nehmen nach dem Kern hin zu; außerdem Lezithin, Cholesterin und Fette (je 0,2—0,3 pCt.) und 0,7—0,8 pCt. Salze. Sie ist vollkommen gefäßlos; ein Stoffumsatz, welcher jedenfalls sehr gering ist, kann also nur durch die Kapsel stattfinden. Weder die Linse noch die Kapsel ist den umgebenden Flüssigkeiten isotonisch. Da die Kapsel gut permeabel ist, sogar für Eiweißstoffe, so muß auch für die Linse eine Art Schutz durch das Kapselepithel angenommen werden (LEBER). Die Spannung der Kapsel trägt wahrscheinlich zur Verhinderung von Quellungen bei.

Trübungen der Linse treten trotzdem auf osmotischem Wege, z. B. im Diabetes, ein, ferner durch noch nicht aufgeklärte Einflüsse: so bei Fröschen durch Kochsalz (dies beruht nicht auf Wasserentziehung, denn Glyzerin macht keine Trübung, LANGENDORFF), durch Abkühlung auf 0° (KUNDE), auch bei Warmblütern durch Abkühlung, sowohl im Leben wie in der Leiche, endlich durch elektrische Entladungen. — Auf die Regeneration der Linse nach Herausnahme derselben kann hier nicht eingegangen werden

3. Der intraokuläre Druck.

Im Augapfel herrscht eine bedeutende, anscheinend sehr konstante Spannung, welche als intraokulärer Druck bezeichnet wird, und durch vorsichtig in die vordere Kammer eingeführte, mit einem Manometer verbundene Stichkanülen meßbar ist (LUDWIG & WEBER u. A.); bei Tieren beträgt der Druck 20—30 mm Hg (ADAMÜK; v. HIPPEL & GRÜNHAGEN), beim Menschen wird er, auf Grund von Messungen der Druckresistenz des Augapfels mit sog. Tonometern, auf 20—50 mm Hg geschätzt. Er steigt und sinkt im Allgemeinen mit dem Blutdruck, und wird daher durch alle Einflüsse, welche den arteriellen Druck allgemein oder am Kopfe steigern (vgl. Kap. VIII), sowie durch venöse Stauung (Unterbindung der Venae vorticosae) gesteigert. Druck auf den Bulbus, durch die Augenmuskeln oder mit den Fingern, steigert den Innendruck. Die inneren Muskeln sind ohne nachweisbare Wirkung, auch bei (künstlicher) Akkommodation im Tierauge nimmt der Druck nicht zu (HESS & HEINE). Die geringe Herabsetzung durch Atropin ist unbeständig und wird verschieden gedeutet, ebenso die Erhöhung durch Nikotin. Reizung des Halssympathikus steigert den Druck und setzt ihn dann herab (ADAMÜK); die Steigerung wird auf Kontraktion der glatten Orbitalmuskeln zurückgeführt (v. HIPPEL & GRÜNHAGEN).

Viele andere Angaben über Beeinflussungen des intraokulären Drucks sind zu

streitig, um hier erwähnt zu werden. Bei künstlicher Drucksteigerung durch Eintreiben von Flüssigkeit ins Auge nähert sich dasselbe der Kugelgestalt, unter Abnahme der Hornhautkrümmung (Helmholtz). In der Leiche kollabiert umgekehrt das Auge nicht allein durch Verdunstung, denn es geschieht auch in feuchter Luft, sondern auch durch Auspressung von Flüssigkeit, welche nicht ersetzt wird.

4. Die Augenlider.

Das in der knöchernen Augenhöhle fast allseitig geschützte Auge kann auch nach vorn durch den Schluß der Augenlider vollkommen abgesperrt werden. Derselbe geschieht durch die Kontraktion des M. orbicularis palpebrarum (abhängig vom Fazialis), beim oberen Augenlid auch durch die Schwere. Die Oeffnung erfolgt großenteils durch elastische Kräfte (Gad), ferner beim unteren Lide durch die Schwere, beim oberen durch den Levator palpebrae superioris (abhängig vom Okulomotorius), außerdem bei beiden durch glatte, vom Sympathikus abhängige Retraktoren (s. unten). Schluß und Oeffnung wechseln häufig ab (Lidschlag, Blinzeln). Der Schluß erfolgt willkürlich; ferner unwillkürlich und automatisch im Schlafe, und reflektorisch auf Berührung des Augapfels oder der als Tasthaare dienenden Augenwimpern, oder auf Reizung des Optikus durch intensives Licht. Der Lidreflex erstreckt sich beim Menschen und bei Tieren mit gemeinsamem Gesichtsfeld (S. 436) auf beide, bei den anderen nur auf die gereizte Seite (Langendorff). Das Zentrum des Lidreflexes liegt im oberen Teile des Kopfmarks (Nickell). Die Verengerung der Lidspalte und die Beschattung derselben durch die Augenwimpern unterstützt bei intensivem Licht die schützende Wirkung der Pupillenverengerung.

Nach Fazialisdurchschneidung erfolgt beim Affen auf Blinzelreize eine Senkung des oberen Lides (Sherrington), woraus geschlossen wird, daß mit dem Blinzeln eine Hemmung des antagonistischen Levator palpebrae sup. verbunden ist (vgl. S. 182). — Die Senkung des oberen Lides dauert beim Blinzeln 0,09, die Hebung 0,14—0,18 sek; die Reflexzeit ist bei optischer Reizung länger als bei sensibler (Garten). — Als Bell'sches Phänomen bezeichnet man eine beim Lidschluß eintretende Hebung des Augapfels; ob dieselbe auf Reflex oder Assoziation beruht, ist zweifelhaft (Nagel). Ueber Lidschluß beim Niesen s. S. 454.

Die glatten Retraktoren (Musc. palpebralis sup. und inf., H. Müller) liegen an der Rückseite der Augenlider dicht an der Konjunktiva, senkrecht zur Lidspalte. Ein anderer glatter Muskel überbrückt die Fissura orbitalis inferior, und verengt durch seine Kontraktion etwas den Raum der Orbita, so daß der Bulbus etwas hervortritt. Diese Muskeln sind tonisch kontrahiert. Bei Durchschneidung des Sympathikus am Halse wird die Lidspalte enger und der Augapfel sinkt etwas zurück (H. Müller).

Beim Kaninchen soll umgekehrt Sympathikusreizung ein Zurücksinken des Bulbus bewirken, was von der Kontraktion der Orbitalgefäße abgeleitet wird (Heese); in der Tat macht Unterbindung der Jugularvenen Exophthalmus durch Ueberfüllung der retrobulbären Venen (Stilling).

Die Augenlider fehlen im allgemeinen den Wassertieren. Die meisten Landtiere besitzen noch ein drittes, bei Vögeln und Fröschen durchsichtiges Augenlid, die Nickhaut: dasselbe ist jedoch kein Hautgebilde, sondern eine vom inneren Augenwinkel ausgehende Duplikatur der Konjunktiva, welche beim Menschen und bei den Affen nur rudimentär als Plica semilunaris vorhanden ist: bei Säugetieren besitzt sie einen Knorpel. Die Vorschiebung geschieht bei Vögeln und Reptilien durch besondere, vom Bulbus ausgehende, vom Abduzens innervierte Muskeln, bei Säugetieren und Fröschen durch Zurückziehung des Bulbus mittels des Retraktor (S. 435).

5. Der Tränenapparat.

Die vordere Augenfläche wird beständig von der Tränenflüssigkeit bespült, und dadurch rein erhalten und vor Eintrocknung geschützt. Die Tränen gelangen durch die feinen Ausführungsgänge der Drüse in den oberen äußeren Teil des Konjunktivalsackes, welcher nur ein kapilläres Lumen hat, und in welchem sich daher die Tränen durch Kapillarität bis zum inneren Augenwinkel verbreiten. Diese Bewegung wird durch den Lidschlag unterstützt, da beim Schlusse der Lider zugleich ein Fortrücken derselben gegen den inneren Winkel, den Ansatzpunkt des Orbicularis palpebrarum, stattfindet. Das Ueberfließen der Tränen über den freien Rand der Lider wird, wenn die Sekretion nicht übermäßig stark ist wie beim Weinen, durch das fettige Sekret der Meibom'schen Drüsen verhindert. Im inneren Augenwinkel sammeln sich die Tränen in dem sog. Tränensee, in welchen die beiden kapillären, steifen Tränenröhrchen mit ihren Mündungen, den Tränenpunkten, eintauchen. Der Tränensack, in welchen die Tränenröhrchen führen, ist in seiner Fortsetzung, dem Tränenkanal, gegen den unteren Nasengang durch eine nach unten sich öffnende Klappe verschlossen. Er erweitert sich beim Schließen der Augenlider, weil seine hintere Wand mit dem Knochen, seine vordere aber mit dem Lig. palpebrale internum verwachsen ist, welches sich beim Lidschluß anspannt; außerdem setzt sich ein Teil der Fasern des Orbicularis palpebrarum direkt an die vordere Wand des Tränensackes an. Hierdurch saugt letzterer die Tränen aus dem Tränensee ein, und diese gelangen durch Flimmerbewegung in die Nasenhöhle; dasselbe bewirkt die Kontraktion des sog. Horner'schen Muskels, welcher ebenfalls den Tränensack erweitert.

Der Lidschluß könnte auch bei vollkommenem Schluß der Lidspalte die Tränen in den Sack hineinpressen. Dies wird in der Tat von Einigen (Ross, Stellwag

v. Carion, Denissenko) behauptet. Die Experimente mit gefärbten Flüssigkeiten, welche zur Entscheidung der Frage angestellt wurden, haben keine übereinstimmenden Resultate gegeben (Stellwag, Arlt).

Die Augenbrauen und die Lidwimpern sind Tasthaare, welche Gegenstände vor Berührung des Lides oder Augapfels zur Wahrnehmung bringen.

Anhang zum 7. Kapitel.

Gegenseitige Einflüsse der Sinnesorgane.

Bei manchen Personen ist das Hören und selbst die Vorstellung der Vokale, sowie gewisser Klänge, mit Farbenempfindungen verbunden (Photismen) und umgekehrt kommen auch akustische Empfindungen mit Gesichtseindrücken verbunden vor (Phonismen) (Nussbaumer, Bleuler & Lehmann, u. A.). Ferner wird angegeben, daß die Wahrnehmungen eines Sinnes durch gleichzeitige beliebige andere Sinneseindrücke verstärkt werden können (Urbantschitsch). Es soll hier auf diese Erfahrungen, von denen weder die physiologische Bedeutung noch eine Erklärung bekannt ist, nur kurz aufmerksam gemacht werden, ohne auf Details einzugehen.

Dritter Abschnitt.

Physiologie der Ernährung und der tierischen Wärme.

Achtes Kapitel.

Das Blut und seine Bewegung.

A. Das Blut.

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbestandteile.

Beim Einschneiden in den Körper eines lebenden Wirbeltieres fließt stets (es sei denn, daß nur ein sog. Horngebilde angeschnitten ist) eine rote, alkalisch reagierende Flüssigkeit aus, das Blut, — bald in starkem, selbst beträchtlich ansteigenden Strahle, bald in mäßigerem, nur der Schwere folgenden Strome, bald endlich nur in schwachem Rieseln und Sickern. Nähere Untersuchung lehrt, daß die Art des Ausfließens weniger von der Größe der Wunde, als von der Art der angeschnittenen Blutgefäße abhängt; aufsteigenden, zugleich hellroten Strahl liefern nur Arterien, starken passiven, zugleich dunkelroten Strom die größeren Venen, schwaches Rieseln die kleinen Venen und die Kapillaren. Das spez. Gewicht des menschlichen Blutes ist 1,05—1,06.

Die alkalische Reaktion des Blutes ist am leichtesten am Serum festzustellen; beim Gesamtblut muß man ein Diffusat herstellen, oder nach dem Eintauchen den Lakmusstreifen durch schnelles Abspülen mit Wasser von den roten Körperchen befreien; am besten gelingt dies, wenn der Streifen vorher mit starker Kochsalzlösung befeuchtet war. Ueber quantitative Bestimmung der Alkaleszenz s. unten S. 475 f. — Das spezifische Gewicht ist beim Neugeborenen am größten (1,066), sinkt in den ersten Lebensjahren und steigt dann wieder; beim Manne ist es höher als bei der Frau (L. Jones).

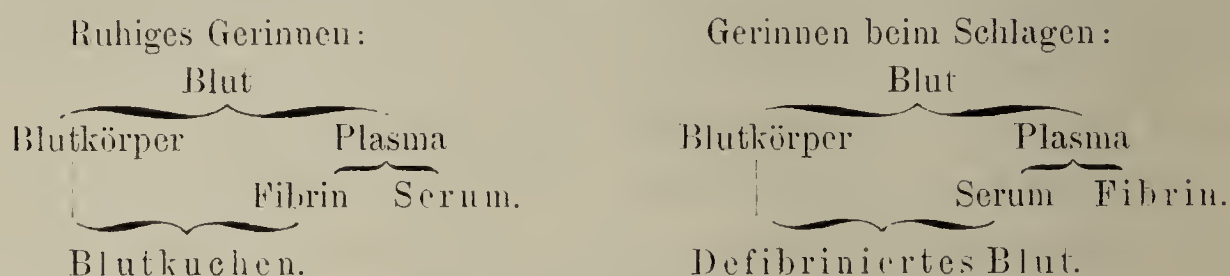
Das Blut verliert kurze Zeit nach dem Ausfließen seine flüssige Beschaffenheit, es gerinnt. Die geronnene rote weiche Masse (Kruor genannt) zieht sich dann langsam allseitig etwas zusammen, und bildet nunmehr einen festeren verjüngten Abguß des Gefäßes, in welchem die Gerinnung stattgefunden hat, den Blutkuchen; während dieser Zusammenziehung sondert sich eine gelbe Flüssigkeit aus, welche den Blutkuchen umgibt, das Blutwasser oder Blutserum.

Wird dagegen das Blut gleich nach seiner Entleerung mit einem Stabe geschlagen, so setzt sich eine feste Masse an den Stab an, welche beim Auswaschen als ein weißer Faserfilz erscheint, der Faserstoff oder das Fibrin. Die rote Flüssigkeit gerinnt nun nicht, und führt den Namen geschlagenes oder defibriniertes Blut.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß das Blut aus zahllosen kleinen, stark gefärbten Körperchen besteht, den Blutkörpern, welche in einer farblos erscheinenden Flüssigkeit, der Blutflüssigkeit oder dem Blutplasma, suspendiert sind. Die Blutkörper erscheinen in dickerer Schicht rot und heißen daher rote Blutkörper, in dünner Schicht, oder einzeln, grüngelblich; sie sind offenbar die Ursache der roten Blutfarbe. Das defibrinierte Blut zeigt denselben mikroskopischen Anblick wie das natürliche; der Blutkuchen dagegen zeigt die Blutkörper in eine farblose, fasrige oder häutige Masse eingehüllt, welche mit dem Faserstoff identisch ist. Hieraus folgt unmittelbar, daß der Faserstoff die Ursache der Blutgerinnung ist; bei ruhigem Gerinnen des Blutes ist die Ausscheidung des Faserstoffs gleichmäßig in der ganzen Blutmasse verteilt, und bei der Zusammenziehung des Gerinnsels nimmt dasselbe die suspendierten Körper mit (wie das Klärungsgerinnsel der Zuckerraffinerien die suspendierten Teilchen), und bildet mit ihnen den Blutkuchen. Beim Schlagen dagegen sammelt sich das Gerinnsel für sich an dem schlagenden Stabe, und die Blutkörper bleiben in der Flüssigkeit suspendiert.

Es ist nun noch zu entscheiden, ob der Faserstoff aus dem Plasma oder aus den Blutkörpern stammt. Hierzu ist eine Trennung beider letzteren vor der Gerinnung erforderlich. Durch Filtration gelingt dieselbe nur, wenn man Froschblut, welches sehr große Blutkörper hat, mit einer 2-prozentigen Zuckerlösung verdünnt (Joh. Müller); das ziemlich farblose Filtrat scheidet Fibrin ab, welches also nur aus dem Plasma stammen kann. Besser wird das Gleiche bewiesen durch die Gerinnung solchen Blutes, in welchem sich die Blutkörper vor der Gerinnung durch

ihre Schwere etwas gesenkt haben, was beim Pferdeblut normal der Fall ist. Die oberste, körperfreie Plasmaschicht liefert dann ebenfalls eine Schicht des Blutkuchens, welche natürlich nicht rot ist, sondern gelblich, und nur aus Faserstoff besteht: diese Speckschicht oder „Speckhaut" beweist, daß das Plasma für sich Fibrin liefert. Auch gerinnt reines Plasma (Beschaffung desselben s. unten). Folglich ist die nach der Gerinnung auftretende gelbe Flüssigkeit, das Serum, nicht identisch mit dem Plasma, sondern Plasma minus Fibrin, und die ganze Scheidung bei der Gerinnung läßt sich durch folgende Schemata darstellen:



Weiteres über die Umstände, das Wesen und die Ursache der Blutgerinnung s. unter Plasma.

2. Die roten Blutkörper.

Geschichtliches. Die roten Blutkörper wurden bald nach Erfindung des Mikroskops entdeckt, zuerst 1658 die größeren (des Frosches etc.) von Swammerdam, dann die des Menschen und der Säugetiere 1661 von Malpighi. — Die farblosen Körper sind von Hewson entdeckt worden, ihre Bewegungen 1846 von Wharton Jones am Rochen, 1850 von Davaine am Menschen.

1) Gestalt und mechanische Eigenschaften.

Die roten Blutkörper des Menschen sind runde, in der Mitte verdünnte (bikonkave) Scheiben; ihr größter Durchmesser beträgt durchschnittlich $^1/_{125}$ mm oder 8 μ. Sie sind sehr weich, biegsam und elastisch. Ein Kern ist nicht nachzuweisen, so daß man sie nicht als Zellen bezeichnen kann. Im entleerten Blute des Menschen haben sie die Neigung, sich zu geldrollenartigen Säulchen zu vereinigen. Im stehenden Blute senken sie sich sehr allmählich zu Boden, weil sie etwas schwerer sind als das Plasma; die Gerinnung unterbricht diese Senkung, im defibrinierten Blute vollzieht sie sich etwas vollständiger. Durch die Zentrifuge wird die Senkung beschleunigt.

Die Blutkörper der Säugetiere sind mit Ausnahme der elliptischen des Kameels ähnlich den menschlichen. Die der Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische sind elliptisch, bikonvex und haben Kerne, manche auch Kernkörper; sie sind ferner größer als die der Säugetiere, am größten die der Amphibien (bis zu $^1/_{15}$ mm bei

Proteus). In der gleichen Tierklasse haben in der Regel die größeren Tiere größere Blutkörper: doch gibt es hiervon bemerkenswerte Ausnahmen: so sind die Blutkörper des Menschen viel größer als die der größten Wiederkäuer. — Fast alle Wirbellosen, und von den Wirbeltieren der Amphioxus lanceolatus, haben farbloses oder gelbliches Blut, mit farblosen Körperchen von mannigfacher Gestalt, doch besitzen einige auch rotes Blut mit ähnlichen Farbstoffen wie das der Wirbeltiere.

Die Blutkörper können sich in dem sie umgebenden Plasma nur dadurch halten, daß sie demselben isotonisch sind (31); in der Tat schwellen sie an, wenn dem Plasma Wasser zugesetzt wird, während sie bei Salzzusatz, oder Wasserverlust durch Verdunstung, schrumpfen und zackig werden. Diese Veränderungen erfolgen ungemein schnell, weil die Oberfläche der Körper im Verhältnis zu ihrer Masse sehr groß ist. Alle Säuren (auch Kohlensäure) sollen Schwellung, Alkalien Schrumpfung machen (J. Hamburger).

Da 0,6 prozentige NaCl-Lösung die Blutkörper unverändert läßt, darf angenommen werden, daß sowohl Plasma als Blutkörper dieser Lösung isotonisch sind. Sehr bemerkenswert ist, daß die Blutkörper dauernd ganz andere Salze als das Plasma enthalten (s. unten S. 470); wenn dem nicht chemische Verbindungen der Salze mit organischen Bestandteilen zugrunde liegen, so müßte man annehmen, daß sich die Oberfläche der Körper wie eine halbdurchlässige Membran (**25**) verhält. Hierfür spricht auch, daß bei Zusatz fremder Salze zum Plasma diese zum Teil nicht in die Körper eindringen. — Das Leitvermögen (**115**) des defibrinierten Blutes ist viel geringer als das des körperfreien Serums (Stewart, Oker-Blom u. A.), weil die Körper sich kaum an der Leitung beteiligen: der Grund dieser Erscheinung ist noch nicht aufgeklärt.

Die mechanische Konstitution der Blutkörper ist in vielen Hinsichten rätselhaft. Am nächsten liegt es, ein an sich farbloses Gerüst (Stroma, Rollett) anzunehmen, in welchem der rote Farbstoff imbibiert ist; da aber der Farbstoff im Plasma und Serum löslich ist, so bleibt zu erklären, warum er sich ausschließlich in den Blutkörpern befindet. Bringt man die Körper durch Wasserzusatz zum Blute zur Quellung, so wird auch das Plasma, resp. Serum, gleichmäßig rot gefärbt, und es bleiben fast farblose, blasse kuglige Stromata zurück; vermutlich wird durch die Quellung die zurückhaltende Eigenschaft der Oberfläche vernichtet. Viele andere Einwirkungen (s. unten) lösen auch die Stromata bis auf geringe körnige Reste auf.

An den kernhaltigen Blutkörpern der Amphibien läßt sich durch Borsäure eine rote, den Kern enthaltende Masse im Zusammenhange aus dem farblos zurückbleibenden Stroma austreiben: man muß also annehmen, daß jene zu Bewegungen fähige Masse (das „Zooid“) in die Poren des farblosen Stroma („Oekoid“) infiltriert sei (Brücke).

Solange die Blutkörper unverändert sind, ist das Blut selbst in dünnen Schichten undurchsichtig, und zugleich in auffallendem Lichte weit heller rot, als nach Zerstörung oder Entfärbung der Körper; nach letzterer (z. B. durch Wasserzusatz) wird es in auffallendem Lichte ungemein dunkel, dagegen in durchfallendem in dünnen Schichten durchsichtig; diese Veränderung wird als Lackfarbigwerden bezeichnet (Rollett). Die Ursache liegt darin, daß jedes Blutkörperchen einen großen Teil des auffallenden Lichtes zurückwirft, und daher wenig hindurchläßt. Schrumpfung der Körper durch Salzzusatz macht das Blut besonders hellrot in auffallendem Lichte.

Durch mehr oder weniger vollkommene Auflösung der Blutkörper machen folgende Einwirkungen das Blut lackfarbig: Zusatz von Aether (v. Wittich), Chloroform (Böttcher), Schwefelkohlenstoff (Hermann), Alkohol in sehr kleinen, nicht eiweißfällenden Mengen (Rollett), gallensauren Salzen (v. Dusch), gewissen anorganischen Salzen (Kowalewsky), ferner folgende rein physikalischen Einwirkungen: Erhitzung auf 50—60° (M. Schultze), wiederholtes Gefrieren und Wiederauftauen (Rollett), Durchleitung elektrischer Entladungen (Rollett).

Ein Teil dieser Einwirkungen (Aether, gallensaure Salze etc.) beruht vermutlich auf wirklicher Auflösung von Stromabestandteilen (Lezithin etc.), die übrigen sind kaum erklärbar. Induktionsströme lösen nachweisbar nur durch Erwärmung auf (Hermann), dagegen läßt sich die Wirkung von Funkenentladungen nicht auf Erwärmung zurückführen (Rollett), sondern beruht wahrscheinlich auf Zerstörung der oben angedeuteten Oberflächeneigenschaften der Blutkörper (Hermann).

2) Anzahl, Volum und Oberfläche.

Die roten Blutkörper sind so zahlreich, daß sie im Blute sich dicht berühren und ein Kubik-Millimeter mehrere Millionen enthält.

Zur Zählung wird das Blut mit dem 100—200fachen Volum einer indifferenten Flüssigkeit verdünnt, und in einer Schicht von $^1/_{10}$ mm Dicke (mittels gestützten Deckglases) unter das Mikroskop gebracht; der Objektträger hat eine feine quadratische Teilung, so daß jedes Quadrat $^1/_{400}$ mm², also der über ihm befindliche Raum bis zum Deckglase $^1/_{4000}$ mm³ beträgt. Die mittlere Zahl der in einem Quadrat enthaltenen Blutkörper, mit 4000 und mit dem Verdünnungskoëffizienten multipliziert, ergibt die Zahl in einem mm³ Blut. Zur Zählung kann man auch eine Kapillarröhre von bekanntem Volumen benutzen. Da die Fehler sich stark multiplizieren, sind die ermittelten Werte unsicher. Durch Herstellung von stark vergrößerten, möglichst ähnlichen Modellen der Körperchen läßt sich auch Oberfläche und Rauminhalt eines einzelnen Blutkörpers, sowie ihrer Summe in einem Blutvolum, abschätzen. Einige Resultate für die fünf Wirbeltierklassen gibt folgende Tabelle nach Welcker:

Tierart:	1 Blutkörper hat:				1 mm³ Blut enthält:			
					Blutkörper:			Plasma:
	Länge mm	Breite mm	Oberfl. in 10^{-6} mm²	Volum in 10^{-9} mm³	Zahl	Oberfl. mm²	Volum mm³	Volum mm³
Mensch	0,0077		128	72	5000000	640	0,36	0,64
Ziege (8 Tage alt)	0,0055		56	20	9720000	545	0,20	0,80
Lama	0,0080	0,0040	64	26	13900000	893	0,37	0,63
Buchfink	0,0124	0,0075	162	88	3600000	592	0,32	0,68
Lacerta agilis . .	0,0159	0,0099	274	201	1420000	387	0,28	0,72
Rana temporaria .	0,0220	0,0156	602	644	404000	243	0,26	0,74
Proteus anguineus	0,0582	0,0337	3444	9200	36000	124	0,33	0,67
Tinca Chrysitis. .	0,0128	0,0102	—	—	—	—	—	—

Die große Blutkörperoberfläche in 1 mm³ Blut ist sehr bemerkenswert, besonders für die Atmung. Beim Menschen würde (für 6 Liter Blut) die Gesamtoberfläche aller Blutkörper 3840 Quadratmeter (über $^1/_3$ Hektare) betragen, d. h. etwa das 2560fache der Körperoberfläche, oder das 24000fache der Oberfläche, welche das Blut haben würde, wenn es in einem kugeligen Gefäße wäre.

3) Chemische Bestandteile.

a. Der Farbstoff.

1. Zusammensetzung und Krystallform.

Der färbende Bestandteil der roten Körper ist das *Hämoglobin*, eine gefärbte, eisenhaltige, bei vielen Blutarten krystallisierbare Eiweißverbindung von nur unvollkommen bekannter Zusammensetzung, in Wasser wenig löslich, viel leichter in verdünnten Alkalien.

Folgende Prozentzahlen geben die Zusammensetzung an:

	Hämoglobin von:		
	Hund.	Pferd.	Huhn.
C	54,57	51,15	52,47
H	7,22	6,76	7,19
N	16,38	17,94	16,45
O	20,93	23,42	22,5
S	0,568	0,3899	0,8586
Fe	0,336	0,3351	0,3353
	(Jaquet.)	(Zinoffski.)	(Jaquet.)

Aus dem Bindungsvermögen für Gase (s. unten) würde sich, wenn man annimmt, daß 1 Molekül Hämoglobin 1 Mol. Gas bindet, das Molekulargewicht 14133 ergeben, wozu die Formel $C_{636}H_{1025}N_{164}FeS_3O_{189}$ passen würde (Hüfner): jedoch sind die Hämoglobine etwas verschieden zusammengesetzt; einige enthalten z. B. nur 2 S auf 1 Fe, Hühnerhämoglobin 9 S auf 2 Fe.

Krystalle des Hämoglobins, die sog. Blutkrystalle (meist rombische Prismen oder Tafeln, seltener, z. B. beim Meerschweinchenblut, rombische Tetraëder), erhält man durch Zerstörung der Blutkörper (mit Wasser, Aether, gallensauren Salzen, s. oben), und Eindunstung oder Abkühlung der jetzt lackfarbigen Flüssigkeit. Leicht krystallisieren Hunde-, Pferde-, Meerschweinchen-, Vögelblut, schwerer Men-

schen-, Kaninchen-, Schweine- und Schafblut, und anscheinend gar nicht Rindsblut. Ohne Zweifel sind also die Hämoglobine der verschiedenen Tiere einander nahe verwandt, aber, wie auch die Analysen zeigen, nicht identisch. In ihrem Verhalten gegen Gase, gegen das Licht, und ihren Zersetzungsprodukten ist bisher noch kein Unterschied gefunden worden, jedoch ist die Resistenz gegen zersetzende Agentien verschieden (Köbner, Krüger).

2. Verhalten zu Gasen.

Die wichtigste Eigenschaft des Hämoglobins ist sein Verhalten zu Sauerstoff und einigen anderen Gasen. Hämoglobinlösungen nehmen relativ große Mengen Sauerstoff auf, und zwar fast unabhängig vom Druck, es ist also nur ein kleiner Teil einfach absorbiert (**34**), offenbar durch das Wasser der Lösung. Der größte Teil wird also in festem Verhältnis aufgenommen, d. h. chemisch gebunden (L. Meyer). Die Menge beträgt auf 1 g Hämoglobin 1,6—1,8 (nach Hüfner 1,592) cm³ O_2, gemessen unter Normalbedingungen (**13**); dies würde bedeuten, daß auf 1 Atom Fe 1 Molekül O_2 gebunden wird.

Die chemische Verbindung des Sauerstoffs mit dem Hämoglobin, das Oxyhämoglobin, ist eine lockere (**40**), d. h. sie wird dissoziiert durch dieselben Einflüsse, welche absorbierte Gase entbinden (**36**); sie hat also eine Sauerstoffspannung und kann nur bestehen, wenn in der umgebenden Atmosphäre mindestens die gleiche Sauerstoffspannung herrscht. Diese Spannung, welche durch Wärme erhöht wird, ist zu 30 mm Hg für 12° bestimmt worden (Worm-Müller).

Das Oxyhämoglobin ist heller rot (auch in seinen Lösungen) und etwas weniger löslich als Hämoglobin. Die Lösungen des O-freien Hämoglobins sind dichroitisch (Brücke), nämlich in dünnen Schichten grün, in dicken bläulich rot, die des Oxyhämoglobins immer rot. Dieses Verhalten zeigt sich auch an der Farbe des Blutes im Ganzen: das O-freie Erstickungsblut ist dichroitisch, das arterielle Blut nicht. Noch größer zeigt sich der Unterschied bei spektraler Untersuchung (s. unten).

Aus dem Oxyhämoglobin wird der Sauerstoff durch Kohlenoxydgas verdrängt (L. Meyer), aus dem Kohlenoxydhämoglobin das Kohlenoxyd ebenso durch Stickoxydgas (Hermann). Das verdrängende Gas tritt in gleichem Volumen ein, wie das verdrängte enthalten war. Die genannten Gase bilden also festere, aber äquivalente Verbindungen mit Hämoglobin. Auch diese Gase werden durch das Vakuum ausgetrieben (Donders u. A.), haben also in ihren Verbindungen mit Hämoglobin eine Spannung, die freilich kleiner ist als die des Oxyhämoglobins. Die Verbindungen sind ebenso hell rot, wie die letztere, die des CO hat einen bläulichen Schein.

Außerdem wird sowohl Sauerstoff wie Kohlenoxyd aus dem Hämoglobin frei, wenn das lackfarbig gemachte Blut mit Kaliumferrizyanid versetzt wird; das gebundene Gas kann auf diesem Wege bestimmt werden (Haldane).

Die Reduktion des Oxyhämoglobins zu Hämoglobin geschieht noch leichter als durch die oben genannten physikalischen Mittel, durch chemische Reduktionsmittel, wie Schwefelwasserstoff, Schwefelammonium, alkalische Oxydullösungen, Eisenfeile, kleine Mengen Stickoxyd, tierische Gewebe (vgl. Kap. IX).

Ueber Beziehungen des Hämoglobins zur Kohlensäure s. Kap. IX.

3. Optische Eigenschaften.

Das Hämoglobin, sowie seine Verbindungen und Zersetzungsprodukte, haben eine so charakteristische Farbenabsorption (**99**), daß Blut leicht dadurch zu erkennen ist (Stokes, Hoppe-Seyler). Das Oxyhämoglobin, in Folge dessen auch das gewöhnliche Blut, zeigt außer einer allgemeinen Auslöschung im Blau und Violett namentlich zwei Absorptionsstreifen im Gelbgrün zwischen den Fraunhofer'schen Linien D und E; dies veranschaulichen Figg. 190 und 191. Das reduzierte Hämoglobin und das

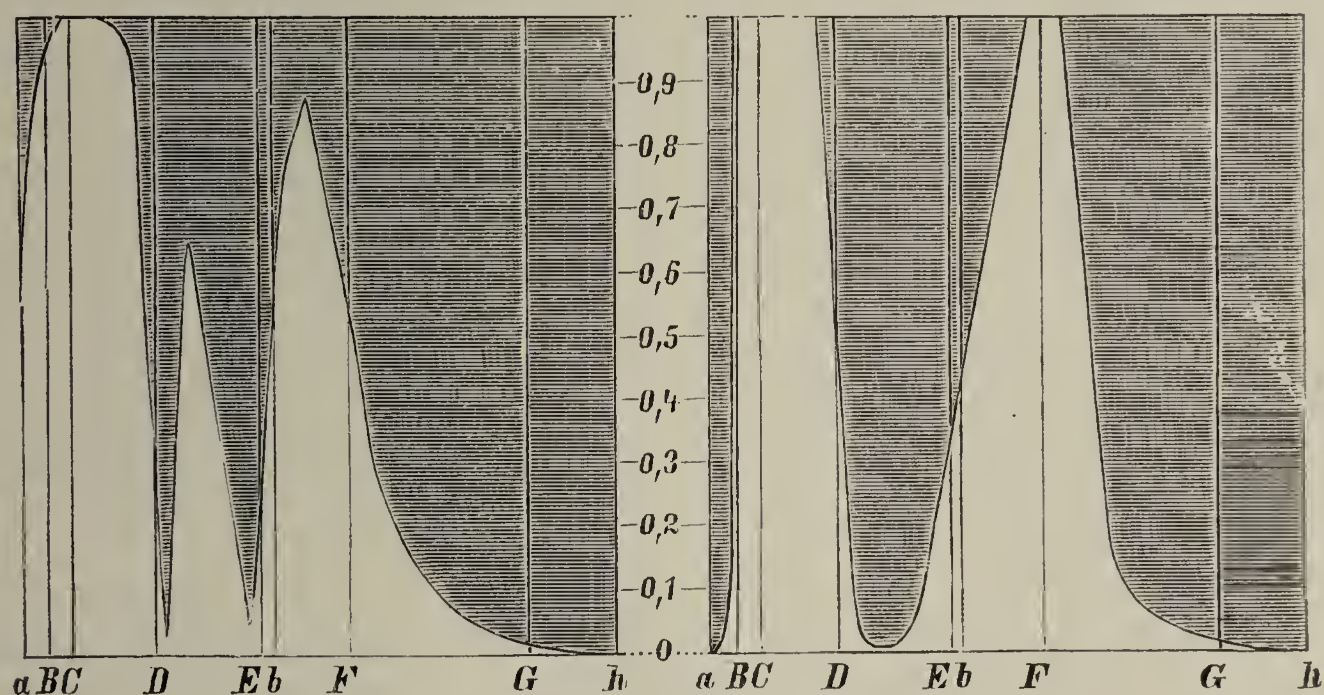


Fig. 190.

Spektrale Absorption des Oxyhämoglobins und des reduzierten Hämoglobins (nach Rollett).

Erstickungsblut hat nur einen verwaschneren Absorptionsstreifen, etwa entsprechend dem Zwischenraum der beiden ersteren (und an der Linie D einen schmalen undeutlich getrennten Nebenstreifen, Hermann). Das CO- und NO-Hämoglobin haben zwei Streifen, die mit denen des O-Hämoglobins identisch sind (beim CO der der Linie D nähere etwas mehr nach E hin verschoben).

Bei beständiger Vermehrung der Schichtdicke oder der Konzentration (**99**) breiten sich die Absorptionen immer mehr aus und laufen zusammen, zuerst die beiden Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins untereinander, dann diese mit der Absorption im Blau, zuletzt verschwindet selbst das rote Licht. Fig. 190 stellt dies Verhalten, links für Oxyhämoglobin, rechts für reduziertes, leicht verständlich dar; die vertikalen Linien sind die FRAUNHOFER'schen; die Skala zeigt die Zunahme der wirksamen Schicht an, und die von der betreffenden Horizontale geschnittenen Teile der dunklen Felder bezeichnen die Breite der entsprechenden Absorptionsstreifen. Bringt man eine verdünnte Blutlösung in einem keilförmigen Gefäß von nach unten zunehmender Schichtdicke vor den Spektralapparat, so sieht man die Figur ohne weiteres (das Fernrohr des Apparats gibt umgekehrte Bilder). Die Grenzlinie des dunklen und des hellen Teiles stellt natürlich die Kurve der Absorbierbarkeit der verschiedenen Wellenlängen dar, wenn man die oberste Horizontallinie als Abszissenaxe nimmt. — In Fig. 191 stellt das Spektrum 1 die Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins und das Spektrum 2 denjenigen des reduzierten Hämoglobins bei mittlerer wirksamer Schicht dar. Die unvollkommene Trennung des Absorptionsstreifens des reduzierten Hämoglobins in zwei ungleich breite Teile ist in Fig. 190 nicht berücksichtigt.

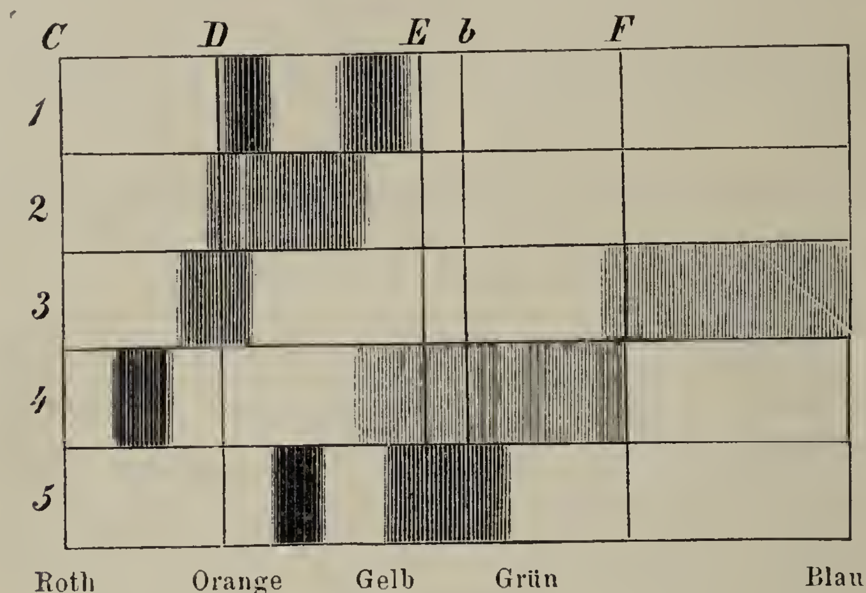


Fig. 191.

Absorptionsspektra: 1 des Oxyhämoglobins, 2 des reduzierten Hämoglobins, 3 des Hämatins in alkalischer Lösung, 4 des Hämatins in saurer Lösung, 5 des Hämochromogens.

Quantitative Bestimmungen der Absorption für eine bestimmte am Spektralapparat eingestellte Farbe (des sog. Extinktionskoëffizienten) kann man ausführen, indem man einen Teil des Spaltes von der Lösung frei läßt, und auf anderen Wegen, z. B. durch gegen einander gedrehte Nikols, den entsprechenden Teil des Gesichtsfeldes in gleichem Grade verdunkelt, wie es die Lösung tut (VIERORDT u. A.).

4. Zersetzungen.

Das Hämoglobin ist sehr zersetzlich. Es zerfällt in ein Histon, das Globin (S. 106), und einen Farbstoff, das Hämatin (S. 99). Dieser Zerfall wird bewirkt durch alle eiweißkoagulierenden und eiweißfällenden Einflüsse (Hitze, Alkohol, Mineralsäuren), außerdem durch alle, auch die schwächsten Säuren, selbst Kohlensäure bei Gegenwart von viel Wasser, endlich durch starke Alkalien. Der Globinanteil beträgt etwa 94 pCt. des Hämoglobins (LAWROW).

Hämatin (Formel S. 99), welches im Körper für sich nicht vorkommt, ist ein krystallinischer, getrocknet blauschwarzer, metallglänzender Farbstoff, in Wasser und Alkohol nicht löslich, wohl aber in

wäßrigen oder alkoholischen Säure- und Alkalilösungen, in welchen es jedoch Zersetzungen erleidet; die sauren Lösungen sind braun, die alkalischen dichroitisch, und zwar in dünnen Schichten grün, in dickeren granatrot. Die bei der TEICHMANN'schen Blutprobe (S. 99) auftretenden Häminkrystalle sind chlorhaltig (HOPPE-SEYLER), wahrscheinlich ein HCl-Ester des Hämatins.

Auch das Hämatin hat ein charakteristisches Spektrum, welches jedoch in alkalischer und in saurer Lösung verschieden ist. In Fig. 191 ist bei 3 das erstere, bei 4 das letztere dargestellt. Es verbindet sich wie das Hämoglobin mit Stickoxyd, und das NO-Hämoglobin geht durch Alkalien in NO-Hämatin über (LINOSSIER).

Bei der Zersetzung des Oxyhämoglobins durch Säuren wird der Sauerstoff nicht frei und kann auch nicht ausgepumpt werden; er wird also durch eins der Zersetzungsprodukte fest chemisch gebunden (L. MEYER, ZUNTZ, STRASSBURG). Dasselbe ist der Fall bei der Zersetzung des O-Hämoglobins durch Hitze, und auch das CO- und NO-Hämoglobin zeigen dasselbe Verhalten (HERMANN & STEGER). Das Oxyhämoglobin geht dabei in eine isomere, ebenfalls krystallisierbare Verbindung über: das Methämoglobin (HOPPE-SEYLER). Das Spektrum desselben ist demjenigen der sauren Hämatinlösungen ähnlich. Durch Reduktion geht das Methämoglobin in Hämoglobin über.

Manche Umstände (HOPPE-SEYLER, SCHÜTZENBERGER) deuten darauf, daß von dem im Oxyhämoglobin gebundenen Sauerstoff die eine Hälfte sich leichter ablöst als die andere, ein Verhalten, wie es bei Superoxyden vorkommt. Die Bindungswärme des Sauerstoffs im Hämoglobin ist aber von gleicher Größenordnung wie die des Superoxydsauerstoffs für sich (BERTHELOT).

Andere gefärbte Zersetzungsprodukte des Hämoglobins sind:

Hämochromogen (HOPPE-SEYLER), ein von STOKES zuerst durch Reduktion von Hämatinlösungen erhaltener und als reduziertes Hämatin bezeichneter Farbstoff, mit zwei Absorptionsstreifen (bei 5, Fig. 191), welche denen des Oxyhämoglobins entfernt ähnlich sind, der dem Rot nähere ist ungemein schwarz; die Substanz geht bei Sauerstoffzutritt sofort in Hämatin über. Sie entsteht auch durch Spaltung des reduzierten Hämoglobins durch Säuren, Hitze u. dgl. bei Luftabschluß.

Hämatoporphyrin (HOPPE-SEYLER) oder *eisenfreies Hämatin* (MULDER) $C_{16}H_{18}N_2O_3$, entsteht durch Einwirkung starker Mineralsäuren auf Hämatin, wobei Eisen als Oxydulsalz abgespalten wird (SCHERER), oder durch Reduktion saurer alkoholischer Hämatinlösungen; rein wird es durch HBr aus Häminkrystallen gewonnen (vgl. S. 100). Seine Spektra in alkalischer und saurer Lösung haben eine größere Anzahl Absorptionsstreifen.

Hydrobilirubin (oder *Urobilin*), vgl. S. 100, entsteht durch Reduktion alkoholischer Hämatinlösungen mit Zinn und Salzsäure (HOPPE-SEYLER).

Hämatoidin (VIRCHOW), vgl. S. 100, orangerote rombische Tafeln, welche im Organismus durch Zersetzung von in Organen eingeschlossenen Blutergüssen entstehen.

Hämosiderin (E. NEUMANN), ein eisenhaltiges Pigment, welches in lebenden

Geweben durch Zersetzung des Hämoglobins entsteht, während Hämatoidin sich im Innern der Blutergüsse bildet.

b. Die übrigen Bestandteile der roten Blutkörper.

Es ist kaum möglich, Blutkörper behufs der Analyse wirklich zu isolieren. Die gewöhnlich verwendete Methode besteht darin, durch Zentrifugieren defibrinierten Blutes einen Teil des Serums zu beseitigen, durch isotonische Salzlösung zu ersetzen, und diese Prozeduren sehr häufig zu wiederholen. Nie aber wird so das Serum vollständig entfernt, und es ist nicht sicher, ob die Blutkörper dabei nicht chemisch verändert werden. Zur qualitativen Analyse genügt übrigens eine Vergleichung der Bestandteile des Gesamtblutes und des Plasmas oder Serums. Die außer Hämoglobin gefundenen Substanzen der Blutkörper sind:

1. Ein *Globulin* (S. 106).
2. Geringe Mengen in Aether löslicher Substanzen: *Fette, Seifen, Cholesterin*, mehrere Ester desselben, *Lezithin* und dessen Zersetzungsprodukte (Glyzerinphosphorsäure etc.).
3. *Salze*, namentlich Kali- und Phosphorsäure-Verbindungen, wenig Chloride, sehr wenig oder gar kein Natron.
4. *Wasser*.
5. *Gase;* über diese s. Kap. IX.

Die Kerne der kernhaltigen Blutkörper enthalten außer Nukleinkörpern (Miescher) eine muzinartige Substanz (Brunton).

3. Die farblosen Blutkörper und andere Formbestandteile.

Neben den roten enthält das Blut regelmäßig auch eine viel geringere Zahl farbloser Blutkörper (Lymphkörper, Leukozyten), kuglige kernhaltige Zellen, mit granulösem Inhalt und maulbeerförmiger Oberfläche; der Durchmesser ist 4—14 μ. Sie zeigen die größte Aehnlichkeit mit den Zellen der Lymphe, von denen sie auch großenteils herstammen. Diese (membranlosen) Zellen zeigen bei der Körpertemperatur lebhafte Amöboidbewegung (S. 114), ferner Teilungen. Auch sie quellen und schrumpfen durch Veränderung der osmotischen Eigenschaften des Plasmas. Ihre chemischen Bestandteile sind noch wenig bekannt, vermutlich sind es die in allen Protoplasmen vorkommenden.

Die farblosen Körper senken sich weniger schnell als die roten und finden sich daher vorzugsweise in der Speckhaut. Beim Zentrifugieren bilden sie, namentlich wenn die Gerinnung verhindert wird, eine Schicht zwischen dem roten Teil und dem Plasma. Man unterscheidet unter den Leukozyten mehrere Formen nach der Größe, nach der Zahl der Kerne und der Färbbarkeit. Die einkernigen scheinen mit den in der Lymphe enthaltenen und so ins Blut gelangenden identisch zu sein (Kap. XI), die vielkernigen aus diesen hervorzugehen.

Die Zahl der farblosen Blutkörper ist ungemein schwankend; eins derselben

kommt auf 350—600, ja 1200 rote; im Milzvenenblut steigt ihre Zahl auf 1 : 70 (Hirt). Das defibrinierte Blut ist stets viel ärmer an farblosen Elementen als das ursprüngliche (A. Schmidt). Ueber die Beziehungen der farblosen Körper zur Blutgerinnung s. unten.

Außerdem finden sich im Blute noch andere, weniger konstante morphologische Bestandteile, z. B. feine Körnchen, ferner Plättchen (Blutplättchen, Bizzozero), und im Blute der Vögel, Amphibien und Fische kleine spindelförmige Elemente, deren Bedeutung noch zweifelhaft ist. Während die letztgenannten kernhaltige Zellen sind (Eberth), werden die Blutplättchen von Einigen als fibrinartige Ausscheidungen betrachtet (Löwit). Oft sind auch Fetttröpfchen vorhanden.

4. Das Blutplasma.

Reines Blutplasma verschafft man sich am besten, indem man das entleerte Blut sofort auf 0° abkühlt, und die Senkung der Körper durch Zentrifugieren beschleunigt. Dasselbe reagiert alkalisch. Seine Bestandteile sind, abgesehen vom Fibrin, zugleich die des Serums.

a. Die Blutgerinnung und das Fibrin.

Der Ablauf der Blutgerinnung im entleerten Blute ist oben schon im allgemeinen geschildert worden. Er erfolgt bei Vögeln fast augenblicklich, bei Säugetieren langsamer (beim Pferde besonders langsam, nach 5—13 Minuten), beim Menschen nach 1—6 Minuten, beim Frosche noch langsamer als bei Säugern. Die Blutgerinnung ist für den Organismus wichtig, indem sie die Oeffnungen blutender Gefäße kleineren Kalibers verstopft.

Innerhalb der Blutgefäße gerinnt das Blut nur da, wo es infolge von Unterbindungen u. dgl. stillsteht, und auch dann sehr langsam. Außerdem gerinnt es in den Gefäßen der Leiche. Beides kann dahin zusammengefaßt werden, daß das Blut, um flüssig zu bleiben, in beständige innige Berührung mit der lebenden Gefäßwand gebracht werden muß (Brücke).

Normal geschieht dies höchst ausgiebig durch die feine Verteilung des Blutes in den Kapillaren; bei Stagnation in einem größeren Gefäß kommen die inneren Schichten nicht mit der Gefäßwand in Kontakt. Dagegen kann auch ein größeres isoliertes Hohlorgan, z. B. ein ausgeschnittenes Frosch- oder Schildkrötenherz, das in ihm enthaltene Blut durch seine Pulsationen flüssig erhalten, welche den Inhalt genügend mit der Wand in Berührung bringen.

Auch nach der Entleerung gerinnt das Blut schwierig, wenn ihm nicht irgend eine Rauhigkeit als erster Ansatzpunkt für die Fibrinabscheidung geboten wird; es verhält sich also wie eine übersättigte Lösung (**23**). Es bleibt tagelang flüssig, wenn es aus den Gefäßen durch gefettete Röhren unter Oel entleert wird (Freund).

Umgekehrt wird durch Fremdkörper, wie Staub, der schlagende Stab beim Defibrinieren, die Gerinnung beschleunigt.

Die Menge des Fibrins erweist sich, trotz seines anscheinend so großen Volums, nach dem Auswaschen und Trocknen sehr gering, nämlich nur etwa 0,2 pCt. des Blutgewichtes (beim Pferde bis 0,7 pCt.). Mehrere Portionen desselben Blutes ergeben oft ziemlich verschiedene Fibrinmengen (S. Mayer).

Viele Einwirkungen verhindern die Blutgerinnung. Man muß zwei Arten derselben unterscheiden: die einen machen sich auch im schon entleerten Blute geltend, die andern sind Beeinflussungen des lebenden Tieres, welche dem Blute die Fähigkeit rauben, nach der Entleerung zu gerinnen.

Zur ersten Gruppe gehören 1) Kälte: bei 0° kann man entleertes Blut beliebig lange flüssig erhalten; beim Wiedererwärmen tritt die Gerinnung nachträglich ein; umgekehrt gerinnt das Blut bei Temperaturen über Blutwärme (aber unterhalb der Koagulationstemperatur des Albumins) sehr schnell. 2) Zusatz von Alkalien oder alkalisch reagierenden Salzen (Soda). 3) Zusatz saurer Salze. 4) Zusatz von sehr viel Wasser. 4) Zusatz konzentrierter Lösungen von Neutralsalzen (z. B. Magnesiumsulfat). 5) Zusatz kleiner Mengen kalkfällender Salze, z. B. Oxalate, Fluoride (Arthus). 6) Zusatz einer aus den Mund- und Schlundteilen des Blutegels extrahierbaren Substanz (Haycraft). 7) Reichtum an Kohlensäure verzögert die Gerinnung; venöses Blut gerinnt daher langsamer als arterielles.

In die zweite Gruppe gehört Folgendes: 1) In der frühen Embryonalzeit gerinnt das Blut nicht (Boll). 2) Durch Defibrinierung und Wiedereinspritzung großer entleerter Blutmengen geht die Gerinnungsfähigkeit für längere Zeit verloren (Lewaschew). 3) Dasselbe tritt ein, wenn man die Aorta möglichst direkt mit einer Hohlvene verbindet, so daß das Blut nur durch Herz und Lungen kreist (Martin & Donaldson, Stolnikow, Pawlow). 4) Injektion von Pepton in die Gefäße hebt die Gerinnungsfähigkeit für mehrere Stunden auf (Schmidt-Mülheim, Fano).

Die Natur des Gerinnungsvorganges ist noch sehr wenig aufgeklärt. Sicher ist nur, daß er in der Ausscheidung einer Globulinart des Plasmas, des Fibrinogens (S. 106), besteht, und daß die Ausscheidung durch ein erst kurz vor der Gerinnung entstehendes Enzym, das sog. Fibrinferment oder Thrombin, herbeigeführt wird (A. Schmidt).

Das Fibrinogen gewinnt man aus Blutplasma durch Aussalzen (S. 104), oder

durch starkes Verdünnen und Durchleiten von Kohlensäure, als einen in sehr verdünnten Alkalien löslichen Niederschlag; die Lösung scheidet auf Zusatz einer Lösung von Fibrinferment (am einfachsten etwas Preßsaft aus Blutkuchen) Fibrin aus. Das Fibrinogen ist auch in Lymphe, serösen Flüssigkeiten (Liquor pericardii) und manchen pathologischen Transsudaten (besonders Hydrozeleflüssigkeit) enthalten. Die Lymphe bildet auch das Ferment, und gerinnt daher spontan, aber viel langsamer als Blut; die übrigen Flüssigkeiten scheiden erst auf Zusatz von Ferment oder Blut Fibrin aus, und zwar in sehr geringer Menge, weil ihr Fibrinogengehalt sehr klein ist. Die Ausscheidung des Fibrins wird durch manche Zusätze (Kohle, Platinmohr) in noch unaufgeklärter Weise beschleunigt.

Das Fibrinferment läßt sich einigermaßen als Lösung isolieren, indem man Blut durch Alkohol fällt, und nach längerer Zeit (nachdem das Albumin in Wasser unlöslich geworden ist, S. 104) den auf dem Filter gesammelten Niederschlag mit Wasser auszieht. Entleert man das Blut direkt aus den Gefäßen in Alkohol, so liefert der Niederschlag keine Fermentlösung.

Zur Bildung des Fibrinfermentes liefern die Leukozyten, welche bei der Blutgerinnung zum Teil untergehen, einen wesentlichen Beitrag, der freilich nach Einigen auch durch Gewebszellen ersetzt werden kann. Ferner deutet die gerinnungshindernde Wirkung der Oxalate und Fluoride (s. oben) darauf hin, daß auch Kalziumsalze bei der Fermentbildung eine Rolle spielen. Alle diese Dinge sind noch streitig und nicht aufgeklärt; vor allem ist es völlig unverständlich, durch welche Einwirkung die lebende Gefäßwand die Gerinnung, d. h. wahrscheinlich die Fermentbildung, hindert.

Die oben erwähnte Wirkung der Peptone ist richtiger als eine solche beigemischter Albumosen zu bezeichnen. Festgestellt ist, daß die injizierte Substanz nicht an sich die Gerinnung hindert, sondern die Entstehung eines gerinnungshemmenden Stoffes herbeiführt, und zwar unter wesentlicher Mitwirkung der Leber (Gley, Delezenne); die Substanz soll durch Auflösung von Leukozyten einen gerinnungsmachenden und einen hemmenden Stoff frei machen, deren ersterer in der Leber festgehalten werde (Delezenne). Nachdem die Gerinnungsfähigkeit in einigen Stunden wiedergekehrt ist, sind neue Peptoninjektionen für längere Zeit unwirksam (sog. „Peptonimmunität“).

Das abgeschiedene Fibrin besteht aus Häuten und Fasern, welche schwach anisotrop sind; es katalysiert Wasserstoffsuperoxyd unter Sauerstoffentwicklung, quillt stark in verdünnten Säuren, und löst sich in Salzlösungen von mittlerer Konzentration. In heißem Wasser schrumpfen die Fasern in der Längsrichtung und verlieren ihre katalytische Wirkung. Die Menge des Fibrins hängt wahrscheinlich nur von der des Fibrinogens ab; die Fermentmenge beeinflußt nur die Geschwindigkeit der Abscheidung (A. Schmidt).

Die Blutgerinnung kann als eine Erscheinung des Absterbens des Blutes bezeichnet werden, und ist wahrscheinlich nur ein Teil komplizierterer, größtenteils noch unbekannter Veränderungen. Auf solche deutet die Tatsache, daß die alkalische Reaktion des Blutes bis zur Gerinnung beständig abnimmt (Pflüger & Zuntz), also eine Säurebidung stattfindet. Zugleich finden gewisse Aenderungen im Gasgehalt statt (s. Kap. IX). Auf tiefere chemische Umsetzungen deutet auch die geringe bei der

Gerinnung beobachtete Wärmebildung (Schiffer), für deren Erklärung die Aenderung des Aggregatzustandes bei der geringen Menge des Fibrins wohl kaum ausreicht. Auf galvanische Vorgänge beim Absterben des Blutes deuten die S. 167 erwähnten Ströme bluthaltiger Froschdrüsen.

b. Die übrigen Bestandteile des Plasmas (Bestandteile des Serums).

1. *Eiweißkörper.* Die Hauptmasse der festen Bestandteile (über 6 bis 7 pCt. des Plasmas) bildet das Serumalbumin. Nach Ausfällung desselben durch Hitze liefern Essigsäure und (nach Verdünnen mit Wasser) Kohlensäure Globulinausfällungen: das Serumglobulin (etwa 0,5 bis 1 pCt.).

Die Albuminmenge des Serums ist so groß, daß dasselbe beim Erhitzen fest wird (ebenso auch Blut).

2. *Kreatin, Sarkin, Harnstoff, Karbaminsäure* (?), zuweilen auch *Hippursäure*, sämtlich in sehr geringer Menge (sog. Extraktivstoffe).

3. *Traubenzucker*, in geringer und nach dem Orte verschiedener Menge (Näheres s. bei der Lehre vom Leberzucker, Kap. XI).

4. *Fette, Fettsäuren, Cholesterin, Lezithin,* die Fette teils mittels der Seifen gelöst, teils emulgiert, ebenfalls nur in geringer, übrigens schwankender Menge (0,1—0,2 pCt.).

5. Unbekannte *Riechstoffe*; fast jede Blutart hat einen besonderen schwachen Geruch.

6. Ein unbekannter *Farbstoff*, welcher das Serum bernsteingelb färbt.

7. *Salze*, und zwar vorwiegend Natriumchlorid und Natriumkarbonat; besonders bemerkenswert im Vergleich zu den Salzen der Blutkörper (S. 470).

8. *Wasser.*

9. *Gase*; dieselben werden bei der Atmungslehre besprochen.

Außerdem wird noch die Anwesenheit zahlreicher Enzyme im Serum angegeben; z. B. werden manche Disaccharide gespalten. S. auch S. 477.

Da die Blutkörper im Plasma untersinken, so muß das spezifische Gewicht des Plasmas und Serums kleiner sein als das des Gesamtblutes.

5. Quantitative Zusammensetzung des Blutes.

Das Verhältnis des Blutkörpergewichtes zum Plasmagewicht ist schwer zu bestimmen. Die angegebenen Zahlen schwanken von 53 : 47 bis 33 : 67. Die Analysen das Plasmas für sich sind genauer, als die der Körper für sich, weil man zwar leicht Plasma (oder Serum) ohne Körper, aber kaum Körper ohne Serum gewinnen kann (S. 470).

Als Beispiel mögen folgende Analysen venösen Blutes dienen (aus Hoppe-Seyler's Laboratorium):

		Pferd	Hund
In 100 T. Blut	Blutkörper	32,6	38,3
	Plasma	67,4	61,7
In 100 T. Blutkörper	Feste Stoffe	43,5	—
	Wasser	56,5	—
In 100 T. Plasma	Feste Stoffe	9,2	7,9
	Fibrin	1,0	0,2
	Albumin	7,8	6,1
	Fette	0,1	0,2
	Extraktivstoffe	0,4	0,4
	Lösliche Salze	0,6	0,8
	Unlösl. Salze	0,2	0,2
	Wasser	90,8	92,1

Das Gewicht P der in der Blutmenge B enthaltenen Plasmamenge kann man, da das Fibrin nur aus dem Plasma stammt, folgendermaßen ermitteln (Hoppe-Seyler): Man bestimmt die durch Defibrinieren gewonnene Fibrinmenge 1) in bloßem Plasma, 2) im Gesamtblut; ist erstere a Prozent, letztere b Prozent der betr. Flüssigkeit, so verhält sich offenbar $P : B = b : a$. Die Bestimmung ist aber ungenau wegen der Inkonstanz der Fibrinausbeute (S. 472). Auch auf den Vergleich des elektrischen Leitvermögens von Blut und Serum (S. 463) läßt sich eine Methode gründen (Bugarszky & Tangl). Ueber Schätzung des Volumgehaltes an Blutkörpern vgl. S. 464 f. Zu vergleichenden Messungen des Blutkörpervolums, z. B. zur Feststellung osmotischer Einflüsse, zentrifugiert man mit Salzlösungen verdünntes Blut in einem engen geteilten Röhrchen (Hämatokrit, Köppe) und bestimmt die Höhe der Blutkörperschicht.

Zur Bestimmung des Hämoglobingehaltes im Blut kann der Eisengehalt des Hämoglobins und des Gesamtblutes benutzt werden. Bequemer und genauer ist die optische Bestimmung mittels des Hämometers von v. Fleischl; ein Keil aus Rubinglas, welches bei durchfallendem Lampenlicht genau wie Blut gefärbt ist, wird unter einer Oeffnung bis zu der Dicke eingeschoben, in welcher er mit dem in bestimmtem Verhältnis verdünnten Blute gleiche Farbe hat; die Graduierung des Keils erfolgt empirisch. Das Blut enthält etwa 13,8 pCt. Hämoglobin (beim Weibe etwas weniger). Nimmt man an, daß die Blutkörper $^1/_3$ des Blutes ausmachen und 43,5 pCt. feste Bestandteile, d. h. 14,5 pCt. des Blutes, enthalten, so ergibt sich, daß die Hauptmasse der organischen Substanz der Blutkörper Hämoglobin ist. Der Cholesteringehalt beträgt nur 0,28—0,55 pCt. der festen Bestandteile der Blutkörper (Hepner).

Höchst bemerkenswert, und noch nicht aufgeklärt, ist die Tatsache, daß der Aufenthalt auf großen Höhen (Gebirgsorte, Luftballon) oder in stark verdünnter Luft die Zahl und das Gewicht der Blutkörper und des Hämoglobins in kurzer Zeit stark erhöht (Miescher u. A.).

Die molekulare Konzentration (**26**) des Blutplasmas läßt sich aus dem Gefrierpunkt bestimmen (**29**), und beträgt 0,28—0,39 Mol p. Liter. Da nur die dissoziierten Elektrolyte leiten (**115**), so läßt sich aus dem Leitvermögen die Konzentration der letzteren bestimmen, und es ergibt sich, daß sie etwa $^3/_4$ der Gesamtkonzentration ausmachen (Bugarszky & Tangl), woraus zu schließen ist, daß trotz des enormen Eiweißgehaltes (fast 8mal so groß wie der Salzgehalt) die Zahl der Eiweißmoleküle nur etwa $^1/_3$ der Zahl der Salzmoleküle ausmacht (vgl. **30** und S. 104).

Der Grad der Alkaleszenz des Plasmas läßt sich mit den gewöhnlichen alkali-

metrischen Methoden bestimmen, und entspricht dem einer Sodalösung von 0,2 bis 0,4 pCt., im Serum nur die Hälfte (ZUNTZ). Hieraus läßt sich aber der Gehalt an OH-Ionen, welche die alkalische Reaktion bedingen, nicht entnehmen; direkte Bestimmungen der letzteren ergaben auffallend niedrige Zahlen (HÖBER u. A.).

Man unterscheidet zwei Arten von Blut, das hellrote arterielle und das dunkelrote venöse Blut; das Wesentliche ihres Unterschiedes wird bei der Atmung angegeben. Während das arterielle Blut überall im Körper die gleiche Zusammensetzung besitzt, ist das venöse Blut verschieden zusammengesetzt, je nach dem Organe, aus dem es herauskommt. Auch diese Unterschiede werden später erörtert werden.

6. Blutmenge.

Die Menge des Blutes bestimmt man am besten (WELCKER, HEIDENHAIN), indem man das freiwillig ausfließende Blut des enthaupteten Körpers auffängt, und den in den Gefäßen bleibenden Rest durch Ausspritzen der Gefäße und Auslaugen des zerstückelten Körpers mit Wasser gewinnt; der Blutgehalt des Spülwassers wird ermittelt durch Verdünnen einer gemessenen Blutprobe bis zu gleicher Färbung mit dem Spülwasser. Das Hämoglobin der Muskeln muß in Abzug gebracht werden. Der Blutgehalt einzelner Glieder kann nach Abtrennung in gefrorenem Zustande, oder plötzlicher Abbindung intra vitam, auf gleiche Weise bestimmt werden.

Am lebenden Tiere kann man die Blutmenge am einfachsten bestimmen, wenn man eine bekannte Menge p einer fremden Substanz in die Gefäße injiziert, ihre völlige Mischung mit der ganzen Blutmenge x abwartet, und dann in einer entzogenen Blutprobe den Prozentgehalt der Substanz bestimmt (VALENTIN). Ist derselbe n, so ist $x = 100\,p/n$. Ist die Substanz ein normaler Blutbestandteil, z. B. Wasser, so wird eine vor der Injektion entzogene Blutprobe m Prozent davon enthalten, und es ergibt sich $x = 100\,p/(n-m)$. Indes kann man erst nach langer Zeit auf gleichmäßige Mischung rechnen, und während dieser Zeit verläßt ein Teil der Substanz meist durch Ausscheidung das Blut. Eine leicht verständliche Modifikation des VALENTIN'schen Prinzips ist folgende: Man läßt das Tier eine gemessene Menge Kohlenoxydgas einatmen, und entzieht vor- und nachher eine Blutprobe; das Absorptionsvermögen für Sauerstoff ist in der zweiten Probe vermindert (vgl. S. 466); aus der Größe der Verminderung läßt sich die Blutmenge berechnen (GRÉHANT & QUINQUAUD).

Die Blutmenge ist beim Menschen zu 7—8 pCt. des Körpergewichts bestimmt worden (BISCHOFF, von Anderen bis 12,5 pCt.); dies würde für 75 Kilo Körpergewicht $5^1/_4$—6 Kilo Blut ergeben. Beim Hunde beträgt die Blutmenge 8—9 pCt., beim Kaninchen weniger. Bei letzterem enthalten die Muskeln nur 2,5, die Eingeweide 20,9 pCt. Blut (J. RANKE).

Die oben angegebene Kohlenoxydmethode, gegen welche sich freilich Einwände

erheben lassen, ist auch am Menschen angewandt worden, und hat hier das auffallend niedrige Resultat von 3,3—6,3, im Mittel 4,9 pCt. ergeben (Haldane & Smith). — Daß neugeborene Tiere und Menschen wesentlich blutärmer seien als erwachsene, wird bestritten.

7. Transfusion fremden Blutes.

Der Versuch, nach großen Blutverlusten einen Ersatz durch Einspritzung von defibriniertem warmen Tierblut Ersatz zu schaffen, ist meist mißlungen. Versuche an Tieren haben dies dadurch aufgeklärt, daß jedes Tier im allgemeinen nur das Blut seiner eigenen Art in seinen Gefäßen verträgt; Transfusion fremdartigen Blutes bewirkt tödliche Erkrankung. Die Ursache liegt zum Teil in schneller Zerstörung der fremden Blutkörper, deren Farbstoff durch die Nieren (die sich dabei entzünden) in den Harn übergeht, und deren klebrige Reste Kreislaufsstörungen bewirken (Panum u. A.), zum Teil aber in Fällungen, welche das fremde Blut im Plasma bewirkt. Ein Hund wird getötet durch $^1/_{500}$ seines Gewichtes Schweine- oder Kalbsblut, $^1/_{80}$ Lammblut, $^1/_{50}$—$^1/_{40}$ Hühnerblut (Ponfick).

Auch bloßes Serum fremder Tiere wirkt, in die Gefäße injiziert, vielfach verderblich. Nicht nur geht unter Umständen sein Eiweiß in den Harn über, sondern es kann auch Fällungen, ja Blutgerinnung, innerhalb der Gefäße bewirken. Auch die Zerstörung fremden transfundierten Blutes beruht anscheinend auf Wirkungen des Serums (Plasmas) des zirkulierenden Blutes. Diese Tatsachen zeigen, wie wenig erschöpfend die chemische Analyse die Bestandteile des Blutes ermittelt hat, und sind Gegenstand von Forschungen, welche mit denjenigen über bakteriologische Toxine zusammenhängen.

Die Schädlichkeit des Serums im transfundierten Blute kann beseitigt werden, wenn man in der S. 470 angegebenen Weise das Serum durch Salzlösung ersetzt, also statt Blut eigentlich nur Blutkörper injiziert (Hédon). Ja man kann, da das Blut als Flüssigkeit eine große mechanische Bedeutung hat, statt des Blutes bloße Salzlösung zuweilen mit Nutzen injizieren.

8. Allgemeine Bedeutung des Blutes.

Das Blut kreist beständig durch alle Organe des Körpers und steht mit denselben in lebhaftem Stoffaustausch. Im Allgemeinen kann ein Organ auf keinem anderen Wege Stoffe aufnehmen und ausgeben als aus dem Blute und an das Blut. Das letztere ist daher der Vermittler des ganzen Stoffverkehrs zwischen den Organen, und hierin, nicht etwa in eigener Vollziehung chemischer Umsetzungen, welche noch nie mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, liegt seine Bedeutung. Die Einfuhr und Ausfuhr von Stoffen vollzieht auch der Gesamtorganismus so, daß das Blut diese Stoffe mittels gewisser Organe von außen empfängt oder

nach außen abgibt. Besonders klar ist die stofftransportierende Rolle des Blutes bei der Atmung erwiesen.

B. Die Blutbewegung.

Geschichtliches. Obwohl schon den Alten die Kommunikation der Blutgefäße mit dem Herzen, der Klappenmechanismus des letzteren, der Synchronismus des Arterienpulses mit dem Herzstoß bekannt war, stand der Erkenntnis des Blutkreislaufes vor allem der fundamentale Irrtum im Wege, daß die Arterien lufthaltig seien. Dieser Luftgehalt, zu dessen Annahme ohne Zweifel die Blutleere der Arterien in der Leiche geführt hatte, sollte von den Lungen, durch die Lungenvenen und das linke Herz, herrühren. Man nahm daher an, daß das Herz durch die Venen Blut, durch die Arterien Luft (Pneuma) in die Organe entsende; das durch die Venen wegströmende Blut ließ man nach jedem Herzschlage auf demselben Wege zurückkehren. Der Alexandriner Herophilus (um 300 v. Chr.) nahm jedoch in den Arterien eine Mischung von Blut und Pneuma an, und sein Zeitgenosse Erasistratus ahnte die peripherische Kommunikation der Arterien und Venen. Erst Galen (131—201 n. Chr.) bewies den Blutgehalt der Arterien, den er aber ebenfalls als mit Pneuma vermischt angenommen zu haben scheint, erkannte also den großen Kreislauf im wesentlichen richtig (ob er der erste gewesen ist, welcher dem Venenblut die ausschließliche Richtung nach dem Herzen hin zuschrieb, ist zweifelhaft). Anstatt aber aus dem rechten Herzen das Blut in die Lunge strömen zu lassen, nahm er an, daß die noch brauchbaren Teile desselben durch die Herzscheidewand in das linke Herz übertreten, der unbrauchbare „Ruß“ aber durch die Lungenarterie den Lungen zugeführt und dort exhaliert werde, während „Pneuma“ aus diesen durch die Lungenvenen ins linke Herz gehe, um sich mit dem Blute zu mischen. Diese Anschauung erhielt sich das ganze Mittelalter hindurch. Erst Vesal und seine Zeitgenossen (16. Jahrhundert) sahen ein, daß die Herzscheidewand vollkommen undurchgängig ist. Darauf hin, und nachdem die Entdeckung der Venenklappen (Cannani 1546, Fabricius ab Aquapendente 1574) den Weg des Venenblutes zum Herzen hin über allen Zweifel erhoben hatte, begannen Einzelne, wie Mich. Serveto (1509—1553), Realdo Colombo († 1559), Andr. Cesalpino (1519—1603), den Weg des Blutes vom rechten Herzen durch die Lungen in das linke Herz zu lehren, aber in unvollkommener und unrichtiger Weise, indem immer noch die Lungenvenen, das linke Herz und selbst die Arterien neben dem Blute etwas anderes, an das Pneuma Erinnerndes enthalten sollten; auch sonst waren über die Funktionen der Arterien vielfache Irrtümer verbreitet; man hielt ihren Puls für aktiv und ließ sie in den feinsten Zweigen Ruß ausscheiden und Luft aufnehmen. William Harvey (1578—1658) war es vorbehalten, die große Wahrheit zu erkennen und in einer kurzen klassischen Schrift (Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus. Francofurti 1628) unwiderleglich zu beweisen. Anatomisch wurde der peripherische Zusammenhang der Arterien und Venen erst nach 1660 durch Injektionen und das Mikroskop nachgewiesen (de Marchettis, Blankaard, Ruysch), und durch die mikroskopische Beobachtung des

Kapillar-Kreislaufs in Lunge und Gekröse des Frosches (Malpighi 1661) und am Warmblüter (Cowper 1697) vollends erkannt.

Aus der weiteren Entwicklung der Kreislaufslehre sind hauptsächlich folgende Momente hervorzuheben. Nachdem die ersten Druckmessungen in den Arterien durch Stephan Hales 1733 ausgeführt waren, und Poiseuille dieselben 1828 vervollkommnet und zugleich die Gesetze der Strömung in Röhren ermittelt hatte, begründete E. H. Weber 1851 die physikalische Theorie des Kreislaufes. Die exakte Messung der Umlaufsdauer (Ed. Hering 1829), der Strömungsgeschwindigkeiten (Volkmann 1850, Vierordt 1858, Ludwig & Dogiel 1867), der Pulsgeschwindigkeit (E. H. Weber) vervollständigte die Kenntnis des Kreislaufes, und die Einführung der graphischen Methode durch Ludwig 1847 (Ludwig's Kymographion 1847, Marey's Sphygmograph 1860 und Kardiograph 1868) brachte eine Fülle neuer Tatsachen und Probleme, welche zum Teil noch nicht erledigt sind.

Das Studium der nervösen Beherrschung des Kreislaufs beginnt mit Remak's (1844) Entdeckung der Ganglienzellen im Herzen. Die Entdeckung der Hemmungswirkung des Vagus, gleichzeitig durch Budge und Ed. Weber 1846, war die erste Kenntnis der äußeren Innervation des Herzens, welche 1867 durch den Nachweis der Beschleunigungsnerven (Ludwig, v. Bezold) vervollständigt wurde. Die Existenz von Gefäßnerven, schon von Henle, nachdem er die Muskulatur der Arterien 1840 entdeckt hatte, geahnt, wurde von Cl. Bernard 1851 am Halssympathikus erwiesen, und Schiff (1856), Bernard (1858) und Goltz (1874) verdankt man hauptsächlich den Nachweis der zweiten, erweiternden Gefäßnervengattung. Das Gefäßzentrum wurde, nachdem Schiff schon 1855 seine ungefähre Lage gefunden hatte, von Ludwig & Thiry 1864 entdeckt, die hemmende Wirkung des Depressor und somit ein wichtiger Fingerzeig für die Regulation des Kreislaufs, 1866 von Ludwig & Cyon.

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbewegung.

Schon oben (S. 460) ist angegeben, daß das Blut aus Arterien in starkem Strahl, d. h. unter hohem Druck, aus Venen ohne Druckerscheinungen ausfließt, was darauf deutet, daß die Arterien unter unmittelbarer Einwirkung einer Triebkraft stehen. Oeffnet man eine Arterie, so strömt das Blut meist nur aus ihrem zentralen, dem Herzen näheren Ende aus; komprimiert man eine Arterie, so schwillt das zentrale Stück an, das peripherische ab (wenn nicht kollaterale Verbindungen in der Nähe sind), und in allen peripherischer gelegenen Zweigen der Arterie steht das Blut still, und fließt bei Verletzungen nicht aus. In den Arterien strömt also das Blut beständig unter dem Drucke des Herzens nach den feineren Aesten und Zweigen und nach den Kapillaren. Umgekehrt ist es bei den Venen; hier fließt das Blut aus dem peripherischen Ende aus, und bei lokaler Kompression schwillt das peripherische Stück an, das zentrale ab, und in letzterem steht das Blut still. In den Venen strömt also das Blut von den Kapillaren nach den Zweigen und Stämmen, und so zum

Herzen. Diese Sätze gelten sowohl für das Körper- als für das Lungengefäßsystem.

Da nun die Körpervenen durch die rechte Herzhälfte mit den Lungenarterien, und die Lungenvenen durch die linke Herzhälfte mit den Körperarterien kommunizieren, so vollzieht das Blut unaufhörlich einen einzigen Kreislauf, in welchem jedes Blutteilchen abwechselnd Kapillaren des Körpers und Kapillaren der Lunge passieren muß.

Das Blut hat hellrote, arterielle Beschaffenheit in den Lungenvenen, in der linken Herzhälfte und in den Körperarterien, dunkelrote, venöse Beschaffenheit in den Körpervenen, in der rechten Herzhälfte und in den Lungenarterien. Die Verwandlung arteriellen Blutes in venöses geschieht also in den Körperkapillaren, der umgekehrte Prozeß in den Lungenkapillaren.

Wird das Herz zum Stillstand gebracht, so steht alsbald das Blut in allen Teilen des Gefäßsystems still, nachdem die vorhandenen Spannungsunterschiede sich durch die Elastizität der Gefäßwände ausgeglichen haben. Die Herzbewegung ist also die Triebkraft, welche den Kreislauf unterhält.

Der Kreislauf zerfällt nach dem Gesagten in eine arterielle und eine venöse Abteilung. Bei den höheren Wirbeltieren ist in jede dieser beiden Abteilungen eine Herzhälfte als Triebkraft eingeschaltet, die linke in die arterielle, die rechte in die venöse Bahn. Eine Kommunikation beider Herzhälften findet nicht statt. Obwohl hiernach die ganze Blutbewegung ein einziger Kreislauf ist, wird doch oft mißbräuchlich der Abschnitt vom linken Herzen durch die Körperkapillaren zum rechten Herzen

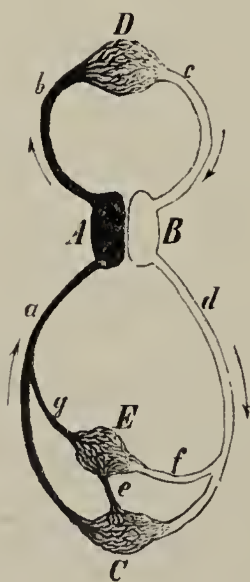


Fig. 192.

Schema des Säugetierkreislaufs. *A* rechtes oder venöses Herz. *B* linkes oder arterielles Herz. *C* Körperkapillaren. *D* Lungenkapillaren. *a* Körpervenen. *b* Lungenarterien. *c* Lungenvenen. *d* Körperarterien, *e* Pfortader. *f* Leberarterie. *E* Leberkapillaren. *g* Lebervenen.

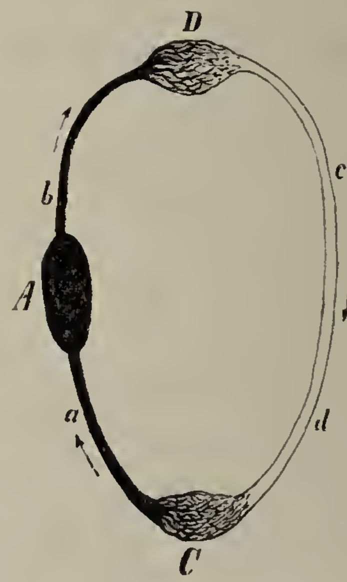


Fig. 193.

Schema des Fischkreislaufs. *A* Herz. *C* Körperkapillaren. *D* Kiemenkapillaren. *a* Körpervenen. *b* Kiemenarterien. *c d* Kiemenvenen und Körperarterien.

als großer oder Körper-Kreislauf, der andere als kleiner oder Lungen-Kreislauf bezeichnet. — Ein Teil des Körpervenenblutes, nämlich das aus den Kapillaren des Magens, des Darmes und der Milz kommende, vereinigt sich in einem Venenstamm (Pfortader), welcher nicht ohne weiteres zum rechten Herzen geht, sondern sich erst, wie eine Arterie, zu einem zweiten Kapillarsystem in der Leber verzweigt; erst aus diesem gelangt das Blut in die direkt zum Herzen führenden Venen; auch dieser Abschnitt des Gefäßsystems wird mißbräuchlich als Pfortader-Kreislauf bezeichnet. Fig. 192 stellt den Kreislauf der Säugetiere und Vögel schematisch dar.

Bei den Fischen existiert nur ein der rechten Herzhälfte der Säuger entsprechendes venöses Herz (s. Fig. 193); die Kiemenvenen gehen direkt in die Körperarterien über.

In den Figuren 192—193 ist venöser Inhalt der Gefäße schwarz, arterieller weiß bezeichnet.

2. Die Herzbewegung.

A. Die Mechanik des Herzschlages.

a. Der Bau des Herzens.

Das Herz besteht aus zwei vollständig getrennten muskulösen Hohlorganen, deren jedes durch rythmische Zusammenziehungen und durch Klappen seinen Inhalt in bestimmter Richtung weiterbefördert. Die rechte oder venöse Herzhälfte befördert das Blut der Körpervenen in die Lungenarterie, die linke oder arterielle dasjenige der Lungenvenen in die Aorta. Jede Herzhälfte besteht aus einer dünnwandigen Vorkammer (Vorhof, Atrium), welche das einströmende Blut zunächst aufnimmt, und einer dickwandigen Kammer (Ventrikel), welche es in die Arterie preßt.

Rechte und linke Kammer bilden einen einzigen kompakten Muskel ohne jede Unterbrechung in der Scheidewand; ebenso ist es bezüglich beider Vorkammern. Dagegen besteht zwischen Vorkammer- und Kammermuskulatur eine fast vollständige Trennung. Daher arbeiten beide Vorkammern und ebenso beide Kammern stets parallel und gleichzeitig, Vorkammern und Kammern dagegen alternierend.

Die linke Kammer ist viel dickwandiger als die rechte, weil sie größere Arbeit zu verrichten hat; ihr Lumen *L* erscheint auf dem Querschnitt (Fig. 194) dreieckig, das der rechten *R* halbmondförmig. — Ueber feineren Bau und besondere Eigenschaften der Herzmuskulatur s. unten.

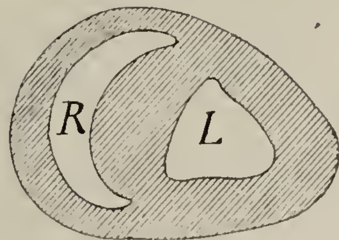


Fig. 194.

Vergleichend Anatomisches.

Bei den Säugetieren und Vögeln ist das Herz wie beim Menschen.

Bei den Fischen entspricht das Herz, wie schon erwähnt, lediglich der rechten, venösen Herzhälfte des Menschen; die linke fehlt, d. h. das aus den Kiemen kommende,

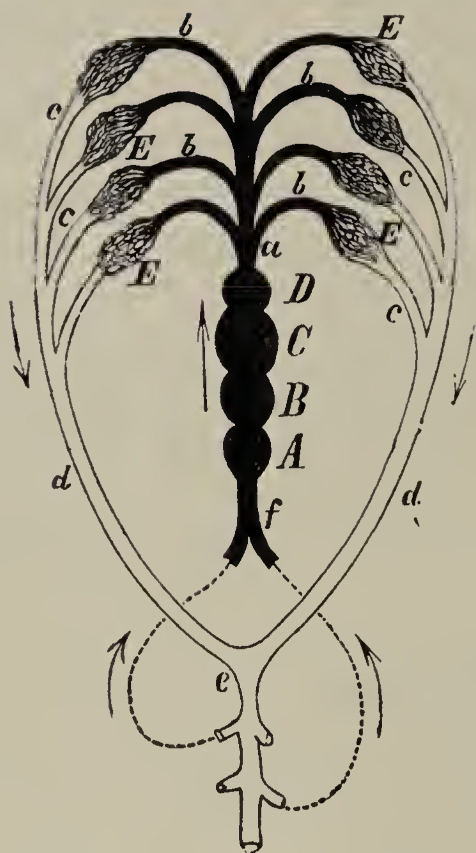


Fig. 195. Schema des Fischherzens.

A Venensinus. *B* Vorkammer. *C* Kammer. *D* Aortenbulbus. *a* Aorta ascendens. *bbb* Kiemenarterien. *EE* Kiemenkapillaren. *ccc* Kiemenvenen. *d* Absteigende Aorten, bei *e* vereinigt. *f* Körpervenen.

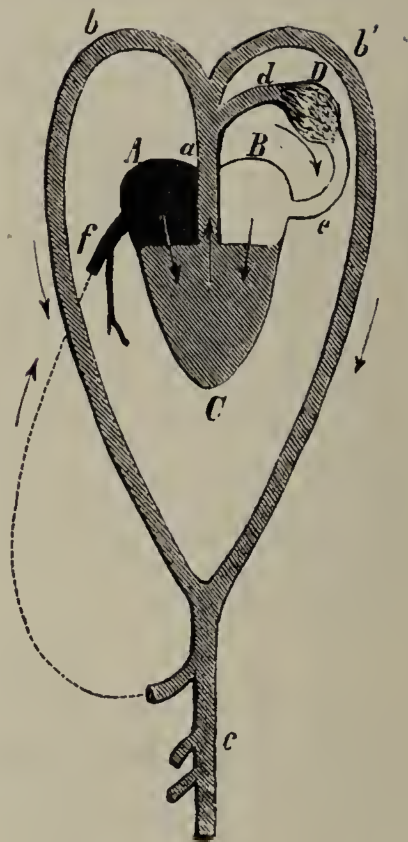


Fig. 196. Schema des Herzens geschwänzter Amphibien.

A Rechter Vorhof. *B* Linker Vorhof. *C* Kammer. *a* Aorta ascendens. *b* Rechter Aortenbogen. *b′* Linker Aortenbogen. *c* Aorta descendens. *d* Lungenarterien. *D* Lungenkapillaren. *e* Lungenvenen. *f* Körpervenen.

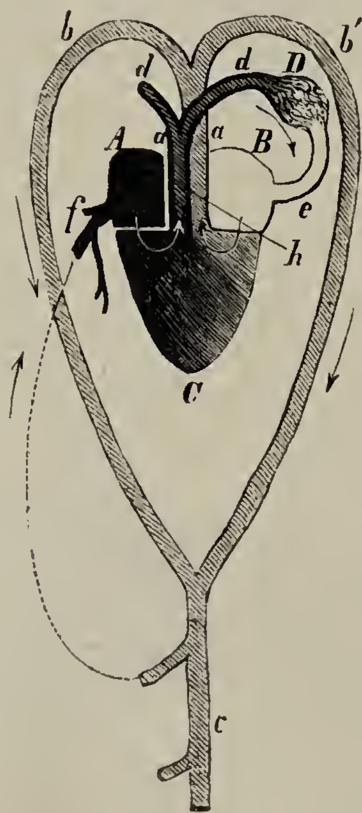


Fig. 197. Schema des Herzens der ungeschwänzten Batrachier.

Bezeichnungen wie Fig. 196. *h* Scheidewand des Bulbus aortae, welche das Blut des rechten Vorhofs vorzugsweise in die Lungenarterien leitet.



Fig. 198. Schema des Herzens der Reptilien.

E Rechte Kammer. *F* Linke Kammer. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 196.

arteriell gewordene Blut geht direkt in die Körperarterien über; die Kiemenvenen verbinden sich zu den beiden Aortae descendentes, welche sich weiter unten vereinigen. Das Fischherz besteht aus einer Vorkammer mit Herzrohr und einer Kammer; die Körpervenen münden aber in erstere nicht direkt, sondern in einen selbständig pulsierenden Venensinus. Auch geht die Aorta, welche die Kiemenarterien liefert, nicht direkt aus der Kammer, sondern aus einem selbständig pulsierenden Aortenbulbus hervor. (Vgl. Fig. 195.)

Komplizierter ist das Verhalten bei den Amphibien. Während bei den Fischen alles Blut bei jedem Umlauf einmal das Atmungsorgan passieren muß, und die Arterien rein arterielles Blut enthalten, findet bei den Amphibien nur eine partielle Atmung statt, d. h. die Lungenarterien sind Aeste der Aorta, so daß bei jedem Umlauf nur ein Teil des Blutes die Lungen passiert. Das arterielle Lungenvenenblut gelangt in einen linken Vorhof, beide Vorhöfe senden ihr Blut in eine gemeinsame Kammer, aus welcher (mittels eines Bulbus wie bei den Fischen) die beiden Aortenbögen hervorgehen. Kammer und Arterien, mit Einschluß der Lungenarterien, führen also ein Gemisch von arteriellem und venösem Blut; rein arterielles Blut enthalten nur Lungenvenen und linker Vorhof, rein venöses die Körpervenen, der Venensinus und der rechte Vorhof. Bei den höheren Amphibien, besonders den ungeschwänzten Batrachiern, bildet sich im Aortenbulbus eine longitudinale Scheidewand aus, welche so liegt, daß die Lungenarterien vorzugsweise das aus der rechten Vorkammer in die Kammer einströmende, also rein venöses Blut aufnehmen, wodurch die Partialatmung ergiebiger wird. Noch weiter geht in dieser Hinsicht der Kreislauf der Reptilien, bei welchen die Bulbusscheidewand sich, wenn auch unvollkommen, in die Kammern hinein fortsetzt, so daß, ähnlich wie bei den Warmblütern, zwei Kammern existieren; die rechte, vorzugsweise venöses Blut enthaltende, speist jetzt die Lungenarterien, außerdem aber in der Regel den linken Aortenbogen, während der rechte, mit der linken Kammer kommunizierende Aortenbogen vorzugsweise arterielles Blut empfängt, die Aorta also gemischtes. Der Uebergang aus dieser Anordnung zu der der Vögel besteht einfach darin, daß die Scheidewand vollkommen wird und der linke Aortenbogen vergeht. Bei Säugetieren entspricht der bleibende Aortenbogen dem linken, welcher hier aber mit dem linken Ventrikel kommuniziert. Ueber die Beziehung der Aortenbögen zu den Kiemengefäßen und deren embryonale Umwandlung beim Warmblüter s. Kap. XV.

Die vorstehenden vier Schemata, in welchen venöser Gefäßinhalt schwarz, arterieller weiß, gemischter schraffiert angedeutet ist, stellen das Gesagte dar.

Bei den Wirbellosen, wo meist kein abgeschlossenes Gefäßsystem existiert, kommt ein eigentliches Herz mit Kammern und Vorkammern nur in wenigen Abteilungen vor; in anderen ist nur ein offener, mit Klappen versehener Schlauch vorhanden (z. B. das Rückengefäß der Insekten).

b. Die Pumpwirkung des Herzens.

Zur Beobachtung des Herzschlages, welcher sich nach außen nur unvollkommen durch Herzstoß und Herztöne zu erkennen gibt, muß die Brusthöhle geöffnet werden; Warmblüter, welche in Folge dieser Operation ersticken würden (Kap. IX), müssen durch künstliche Lufteinblasungen am Leben erhalten werden. Einigermaßen kann das Herz auch ohne diese Gefahr, d. h. ohne Eröffnung der Pleurasäcke, durch Spaltung des Brustbeins und des Herzbeutels freigelegt werden. Die vielfach versuchte Phasen-

photographie (S. 187) hat am Herzen noch wenig brauchbare Ergebnisse geliefert. Beim Menschen läßt sich der Herzschlag einigermaßen mit Röntgen-Durchleuchtung beobachten. Ueber künstliche Erhaltung des Warmblüterherzens s. unten.

Die rythmischen Bewegungen des Herzens bestehen in abwechselnder Zusammenziehung der Vorkammern und der Kammern. Die beiden Herzhälften arbeiten durchaus parallel und gleichzeitig. Während der Zusammenziehung (Systole) beider Vorkammern geschieht die Erschlaffung (Diastole) beider Kammern, und umgekehrt. Die Systole der Kammern folgt unmittelbar auf die der Vorkammern; dagegen bleibt nach der Kammersystole eine kleine Pause (die sog. Herzpause) bis zur nächsten Systole der Vorkammern. Die Systole der Vorkammern dauert kürzere Zeit, als die der Kammern.

Auch die großen Venenstämme, welche in die Vorhöfe münden, pulsieren mit den Vorkammern zusammen, nach dem Tode sogar oft wenn das übrige Herz schon stillsteht. Ihnen entspricht, wenigstens für das rechte Herz, der vor der Vorkammer sich kontrahierende Venensinus der niederen Wirbeltiere. Bei diesen kontrahiert sich meist auch der Aortenbulbus nach der Kammer, so daß der Herzschlag aus vier Tempos besteht.

Die eigentliche Pumparbeit des Herzens besteht in der Systole der Ventrikel; der Anfang derselben setzt plötzlich den Inhalt unter stärkeren Druck, wodurch die Atrioventrikularklappen sich schließen. Der Klappenverschluß wird durch die gleichzeitige Kontraktion der Papillarmuskeln noch befestigt, und die Zusammenziehung der Kammern preßt nun deren Inhalt mit großer Kraft in die Arterien. Sowie die Systole aufhört, verschließt der hohe Druck in den Anfängen der Arterien die Semilunarklappen, so daß ein Rücktritt des Blutes in die erschlafften Ventrikel unmöglich ist. Der Grad der Entleerung der Kammern wird später erörtert.

Die Atrioventrikularklappen, rechts die Trikuspidalis, links die Bikuspidalis oder Mitralis, bestehen aus drei resp. zwei häutigen Platten, die mit breiter Basis an den Wänden der Grenzöffnung angewachsen, mit ihren freien Rändern und ihrer Ventrikeloberfläche durch die Chordae tendineae an den Mm. papillares und der Ventrikelwand befestigt sind. In der Ruhe liegen sie im leeren Herzen der Ventrikelwand an; im gefüllten flottieren sie wahrscheinlich im Blute. Sobald aber im Ventrikel ein höherer Druck herrscht als im Vorhof, treibt sie der Rückstrom nach oben, bläht sie auf, und da ihr Umschlagen in den Vorhof durch die Chordae verhindert ist, so werden ihre Vorhofsflächen längs der inneren Ränder aneinander gepreßt, so daß ein vollständiger Verschluß zustande kommt. Auch den im Basalteil der Klappen befindlichen Muskelfasern wird ein Anteil am Klappenschluß zugeschrieben (Paladino). Nur am kontrahierten oder totenstarren Herzen ist der Klappenschluß vollständig (Krehl). — Die Bedeutung der Papillarmuskeln scheint zum Teil darin zu liegen (Hermann), daß sie die Annäherung zwischen Basis und Spitze des Ventrikels, welche die Chordae

schlaff machen würde, durch ihre Verkürzung kompensieren. Außerdem tragen sie wohl zum völligen Verschwinden des Lumens, also zur vollständigeren Entleerung der Kammern bei. Die Trabeculae carneae mögen den Anfang der Systole begünstigen; denn jede Wandmuskulatur arbeitet um so ungünstiger, je größer der Krümmungsradius, also im Beginn der Kontraktion am ungünstigsten (Woods).

Die Semilunarklappen sind je drei am Umfange des Arterieneingangs angeheftete wagentaschenartige Häute. Dem in die Arterien einströmenden Blute setzen sie keinen Widerstand entgegen. Sobald aber der Druck in den Arterien größer wird, als in den Ventrikeln, schlagen sie sich nach innen und stoßen mit ihren Rändern aneinander, die nun einen dreistrahligen Stern bilden; in dieser Lage bilden sie einen festen Verschluß gegen die Ventrikel. Ueber den Moment der Oeffnung und des Schlusses dieser Klappen s. unten S. 488.

Die Kraft der Herzkammer ist bisher nicht einwandsfrei gemessen worden. Der Druck, welchen sie überwinden kann, wird für den Frosch zu 80 (Dreser) bis 95 (Foderà) cm Blutsäule angegeben, für den Hund beträgt sie über 200 mm Hg. Die Arbeitsgröße des Herzens wird später behandelt.

Während der Diastole der Kammern füllen sich dieselben aus den Vorhöfen wieder mit Blut. Früher glaubte man, daß letzteres durch die Systole der Vorhöfe eingepreßt werde, indes ist eine pumpenartige Wirkung der Vorhöfe unverständlich, weil dieselben keine Eingangsklappen an den Venenmündungen haben (außer an der großen Koronarvene die unvollkommene Valvula Thebesii); auch würde der Zweck zweier hintereinander arbeitenden Pumpenstiefel unbegreiflich sein. Viel verständlicher ist die (zuerst von Skoda ausgesprochene) Ansicht, daß die Vorkammer nur ein Venenende mit variablem Lumen darstellt, welches es ermöglicht, daß das Venenblut ununterbrochen in das Herz einströmt, indem während des Schlusses der Atrioventrikularklappen der Vorhof sich erweitert, und nach Oeffnung derselben das unterdes beherbergte Blutquantum durch eine Systole nachträglich in den Ventrikel ergießt. Für diese Ansicht spricht erstens, daß die Venen nur geringe Spuren kardialer Pulsation zeigen, und zweitens, daß der Vorhof bei der Systole nie wirklich blutleer wird. Vielmehr scheint er bei der Systole nur sich zu einem gemeinsamen Stamm der einmündenden Venen zu verengern, während das Herzohr, welches auch einen dafür geeigneten trabekulären Bau besitzt, wirklich sich vollkommen entleert.

Das Schema Fig. 199 stellt eine nach Art einer Herzhälfte wirkende Pumpe dar. *B* ist die dem Ventrikel entsprechende eigentliche Pumpe mit ihren beiden Klappen *c* und *d*. Vermöge des vorgesetzten Stiefels *A* wird aus dem Rohre *a* nicht bloß gesogen wenn der Kolben in *B* steigt, sondern auch wenn er hinabgeht. Hätte *A* denselben Querschnitt wie *B*, so würde die Einsaugung aus *a* dadurch, statt auf die Zeit des Kolbenhubs in *B* (wie es ohne die Vorkammer *A* sein würde), auf die Zeit des Niedergangs in *B* verlegt; auf das Herz übertragen würde dies heißen, daß die venöse

Ansaugung durch die Vorkammer auf die Zeit der Ventrikelsystole statt auf die der Diastole verlegt würde. Hat aber *A* genau den halben Querschnitt von *B*, so wird die Einsaugung genau gleichmäßig auf Diastole und Systole von *B* verteilt. Ein ähnliches Verhältnis ist beim Herzen anzunehmen, da die venöse Einströmung ununterbrochen ist, und die Vorkammer bei allen Herzen ein beträchtlich kleineres Lumen hat als die Kammer.

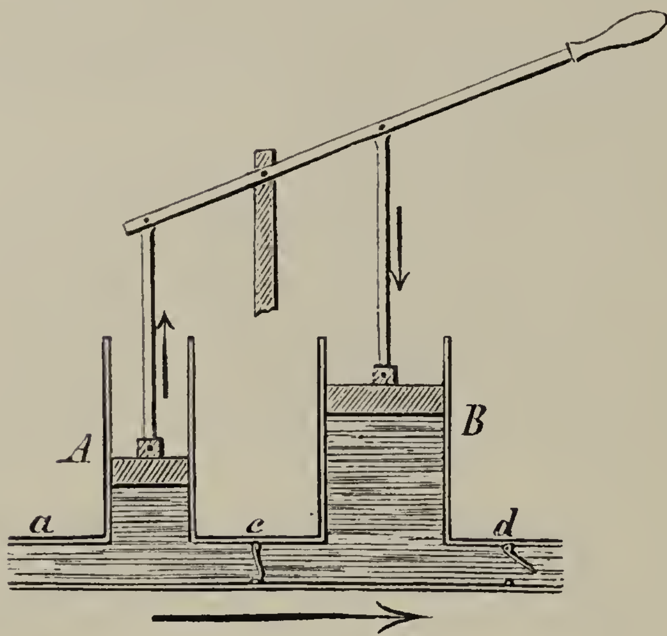


Fig. 199.

Daß dabei jede Vorhofskontraktion den Druck in der Kammer etwas erhöht und auch auf die unmittelbar angrenzenden Venenabschnitte (bis zu den nächsten Klappen) etwas zurückwirkt (François-Franck), kann die wesentlich kompensatorische Bedeutung der Vorhöfe nicht widerlegen. Beim Frosche sieht man übrigens, wenn das Herz sehr langsam schlägt, ganz direkt, daß jede Vorhofssystole die Kammer etwas stärker füllt (so daß deren trabekulärer Bau durch Füllung der Zwischenräume mit Blut sichtbar wird). Grade hier aber ist evident, daß die Kammer sich schon in der Pause, lange vor der Vorhofssystole, gefüllt hat. Die mechanische Bedeutung der Vorhöfe und des dem rechten Vorhof noch vorgeordneten, ebenfalls pulsierenden und klappenlosen Sinus venosus, sowie des nach dem Ventrikel sich selbständig kontrahierenden Aortenbulbus ist hier weniger klar; der ganze Ablauf der Pulsation vom Venensinus bis zum Aortenbulbus erinnert noch an den Embryonalzustand, wo das Herz (auch bei Säugern) ein Schlauch ist, in welchem jede Kontraktion vom venösen bis zum arteriellen Ende peristaltisch fortschreitet.

Es bleibt nun noch die eigentliche Ursache des Bluteinströmens in das erschlaffte Herz zu untersuchen. Die Hauptursache des Bluteintritts liegt jedenfalls in dem Umstande, daß das Herz und die Gefäßstämme unter dem negativen Druck des Thorax stehen (s. Kap. IX). Aber auch bei weit geöffnetem Thorax weist ein in die Kammer eingeführtes Manometer einen negativen Druck auf, wenn es ein nach dem Herzen sich öffnendes Ventil enthält (z. B. die Kugel *k* in Fig. 200), also den diastolischen Minimaldruck anzeigt (Goltz & Gaule). Es ist also bewiesen, daß die Kammer selbst bei der Diastole saugend wirkt. Wahrscheinlich stellt die bloße Elastizität der erschlafften Kammer, ähnlich wie bei einem dickwandigen Gummiballon, den man komprimiert hatte, ein Lumen her (L. Fick). Die von italienischen Autoren vertretene

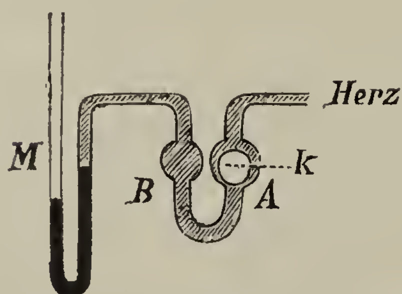


Fig. 200.

Ansicht einer aktiven Diastole, d. h. einer der Kontraktion entgegengesetzten Muskelwirkung, hat bei uns wenig Anhänger.

Eine ältere, jetzt ziemlich verlassene Ansicht (Brücke) führte die diastolische Saugung auf eine Art Erektion des Herzfleisches zurück, welche darauf beruhen sollte, daß die in den Sinus Valsalvae der Aorta entspringenden Koronararterien ihren Blutzufluß nicht wie andere Arterien in der Systole empfangen, sondern in der Diastole, weil erst dann die sich schließenden Semilunarklappen die Oeffnungen der Kranzarterien freigeben. Diese Einrichtung wurde als „Selbststeuerung" des Herzens bezeichnet. Aber diese Arterien spritzen, angeschnitten, wie andere während der Systole, und ihre Injektion wirkt eher verkleinernd als vergrößernd auf das Kammerlumen. Auch die Angabe, daß das Blut in der Systole schwieriger als in der Diastole durch die Koronargefäße ströme (Rebatel), ist irrig. Im Gegenteil ist der Durchfluß in der Systole verstärkt (Porter), zum Teil wohl, weil die Arterien, wie in jedem Muskel (S. 150), sich bei der Kontraktion erweitern (Langendorff).

Die Saugkraft in der linken Kammer kann bei offenem Thorax bis 20 mm Hg gehen (Goltz, Rolleston). Zum Beweise einer diastolischen Saugkraft wird auch Folgendes angeführt: Die diastolische Erweiterung der Kammer tritt auch dann noch ein, wenn im Herzbeutel ein Druck herrscht, welcher höher ist als der gleichzeitige Innendruck. Die Kammerwand muß also eine diastolische Kraft besitzen, welche in der Differenz beider Drücke ihren Ausdruck findet (Stefani). Beim Frosche muß aber zur Diastole ein innerer Ueberdruck von 0,4—1 cm H_2O vorhanden sein (Roy, Tunnicliffe).

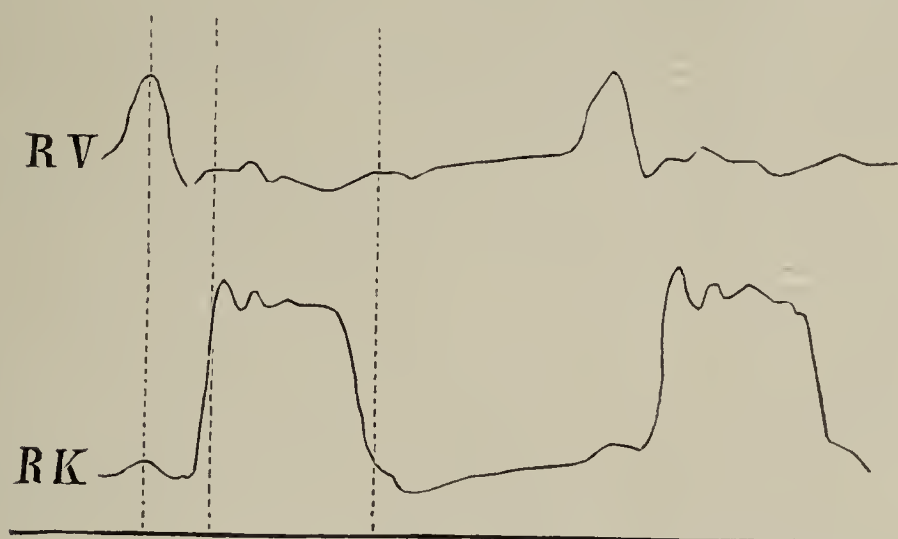


Fig. 201.
Druckkurven des rechten Vorhofs (*R. V.*) und der rechten Kammer (*R. K.*) vom Pferde. Die vertikalen Linien verbinden gleichzeitige Momente.

Führt man in das Herz eine Röhre ein, welche mit einem schreibenden Manometer von möglichst geringer Trägheit verbunden ist, so kann man die zeitliche Veränderung des Druckes im Innern verfolgen (innere Kardiographie, Chauveau & Marey). Fig. 201 stellt so gewonnene Druckkurven vom Pferdeherzen dar.

In die rechte Vorkammer kann eine Metallröhre leicht von den Halsvenen aus eingeführt werden; auch kann man sie bis in die rechte Kammer vorschieben. In die linke Kammer gelangt man von der Karotis aus in dem Momente, wo die Semilunarklappen offen sind. Auch hat man Röhren durch das Herzfleisch bis in das Lumen eingeführt. — Quecksilbermanometer zeigen wegen ihrer Trägheit nicht den vollen Kammerdruck an (Fick), wenn nicht ein nach dem Manometer sich öffnendes Ventil eingeschaltet wird (Goltz); man braucht hierzu nur die Kugel *k* (Fig. 200) in den Schenkel *B* zu bringen, oder den Apparat *AB* umgekehrt einzuschalten. — Das hori-

zontale obere „Plateau" der Kammerdruckkurve wird von Manchen (v. Frey) für eine Täuschung durch Mängel der Methode gehalten, von Anderen (Fredericq, Waroux) für den Ausdruck einer kurzen Dauerkontraktion auf der Höhe der Systole.

c. Die Herztöne.

Sowohl am bloßgelegten Herzen, wie am Thorax in der Herzgegend, hört man mit dem aufgelegten Ohre oder mittels des Stethoskops je zwei schnell aufeinanderfolgende Töne, die Herztöne. Der erste (systolische) Herzton ist dumpf, am stärksten in der Gegend der Kammern hörbar, und hält so lange an wie die Systole der Kammern. Einige schreiben ihn den Schwingungen der gespannten membranösen Atrioventrikularklappen zu. Andere erklären ihn für das Muskelgeräusch (S. 135) des Herzens. Daß das letztere daran beteiligt ist, ergibt sich daraus, daß man auch am ausgeschnittenen blutleeren Herzen noch den systolischen Ton hört (Ludwig & Dogiel), daß er ferner nicht ausbleibt, wenn man durch eingeführte Instrumente den Klappenschluß verhindert (Krehl), oder die Vorhöfe von den Kammern abklemmt (Kasem-Beck), daß er endlich bei verblutenden Tieren noch vorhanden ist, nachdem jeder Klappenschluß und somit auch der zweite Herzton aufgehört hat (Krehl). Mit geeigneten Resonatoren soll man einen kurzen hohen Klappenton und einen langen tiefen Muskelton nebeneinander im ersten Herzton wahrnehmen können (Wintrich).

Der zweite (diastolische) Herzton folgt dem ersten unmittelbar, und fällt in den Anfang der Kammerdiastole. Er ist kürzer und heller, am stärksten in der Nähe der Ostia arteriosa, wird durch die großen Arterien fortgeleitet, und rührt jedenfalls von dem plötzlichen Schlusse der Semilunarklappen her, an deren Schlußfähigkeit er gebunden ist (Williams).

Der zweite Herzton gestattet, den Moment des Semilunarklappenschlusses genau festzustellen. Man hat daher die Herztöne auf der Herzstoßkurve (S. 489) nach dem Gehör verzeichnet (Martius u. A.), und sie auch automatisch mittels des Mikrophons zu registrieren versucht, indem man den sekundären Mikrophonstrom einen schreibenden Muskel reizen (Hürthle) oder auf ein Telephon mit graphischer Einrichtung (v. Holowinski) oder ein Kapillarelektrometer wirken ließ, dessen Schwankungen photographiert wurden (Einthoven & Geluk). Genauer kann man den Moment des Semilunarklappenschlusses durch einen in das Ostium aortae eingeführten elektromagnetischen Kontakt verzeichnen (Chauveau), in Verbindung mit gleichzeitiger Druckaufzeichnung in der Kammer. Der erste Herzton fällt in den Fußpunkt des aufsteigenden Schenkels, was für die Muskeltontheorie gedeutet wird (Hürthle), der zweite, also der Semilunarklappenschluß, in den Beginn oder Verlauf des absteigenden Schenkels der Kammerdruckkurve Fig. 201.

Auch der Moment der Oeffnung der Semilunarklappen läßt sich durch ein Differentialmanometer feststellen, auf welches Kammer- und Aortendruck gleichzeitig

wirken; der erstere erreicht den letzteren beim Hunde erst 0,02 sek nach Beginn der Systole; diese Zeit (Anspannungszeit) braucht also die Kammer, um die Klappen zu öffnen (Hürthle).

d. Der Herzstoß und die äußere Kardiographie.

An der Brust sieht und fühlt man bei jeder Ventrikelsystole in der Gegend der Herzspitze eine Erhebung oder Erschütterung der Weichteile, den Herzstoß oder Spitzenstoß, herrührend von einer systolischen Vordrängung der Herzspitze. Genauer liegt die Stoßstelle im fünften, seltener im vierten Interkostalraum (nach Namias umgekehrt häufiger im vierten, besonders bei Frauen), etwas einwärts von der Vertikale der Brustwarze. Bei den verschiedenen Körperstellungen ändert die Stelle sich etwas, entsprechend den geringen Verlagerungen des Herzens durch die Schwere. Für den Herzstoß werden folgende Erklärungen gegeben: 1. (Ludwig) Der schiefe abgeplattete Kegel, den die erschlafften Ventrikel darstellen, geht durch die Systole in einen graden mit runder Basis über; die Aufrichtung der schief nach unten und vorn zielenden Axe muß die Herzspitze nach oben und vorn drängen. 2. (Gutbrod, Skoda) Das systolische Ausströmen des Blutes nach hinten und oben bewirkt, nach dem Prinzip der Erhaltung des Schwerpunkts, einen Reaktionsstoß nach vorn und unten. 3. (Bamberger) Die Dehnung der sich füllenden Arterienstämme muß das Herz in gleicher Richtung zurückdrängen; zugleich wird ihre spiralige gegenseitige Umwindung eine geringe Drehung des Herzens bewirken (Kornitzer); eine ähnliche Drehung wird auch am ausgeschnittenen Herzen beobachtet, so daß vielleicht die spiralige Anordnung der Muskeln beteiligt ist (Oehl).

Durch Anlegen eines mit einer Pelotte versehenen Luftkissens an die Stelle des Spitzenstoßes und durch Verbindung des Luftkissens mit einem Pantographen (S. 2) kann man Kurven gewinnen, welche über den zeitlichen Verlauf der Herzbewegung Aufschluß geben (äußere Kardiographie). Dieselben zeigen als Haupterscheinung eine der systolischen Vortreibung der Herzspitze entsprechende steile Erhebung. Der genauere Verlauf der Kurven ist aber wegen der zwischenliegenden dicken und unregelmäßig gebauten Brustwand äußerst inkonstant; daher sind alle auf diese Kurven gegründeten Schlüsse streitig. Etwas direktere Aufnahmen gewinnt man in Fällen von Fissura sterni, wo die zwischenliegenden Weichteile dünn und nachgiebiger sind, oder durch Anlegen von Schreibhebeln an das bloßgelegte Herz von Tieren. Endlich kann auch die Registrierung der Druckschwankung im Herzbeutel oder der Volumschwankung in künstlichen Behältern, in welche das Herz eingeführt wird, kardiogra-

phische Kurven liefern (Herz-Plethysmographie). Gute Herzstoßkurven scheinen mit der Druckkurve der Kammern (Fig. 201, *RK*) übereinzustimmen (Chauveau & Marey, Hürthle, Fredericq).

Die hauptsächlichsten Fragen, welche man an der Hand der kardiographischen Kurven in Verbindung mit der Aufzeichnung der Zeit der Herztöne (S. 488) zu lösen versucht hat, sind: 1) die Dauer der Systole und der Diastole der Vorkammern und der Kammern; die Kammersystole nimmt 35—42 pCt. der ganzen Periode in Anspruch. 2) die Frage, ob die Vorkammersystole ein Blutquantum in die Kammer einpreßt; 3) die Frage, ob die Kammer schon beim Beginn ihrer Systole Blut austreibt, oder Zeit braucht, um die Semilunarklappen zu öffnen (s. S. 489), ferner ob sie sich bei der Systole vollständig entleert (s. unten bei der Lehre vom Pulsvolum; 4) die Frage nach der Natur des ersten Herztons und des Spitzenstoßes. Für keine dieser Fragen ist auf dem angegebenen Wege eine endgültige Lösung gefunden worden; es wird daher auf die zahlreichen Angaben hier nicht eingegangen.

B. Die Kontraktilität und Innervation des Herzens.

a. Die Herznerven.

Die wichtigste Tatsache der Herzphysiologie ist, daß das Herz nach Durchschneidung aller zu ihm tretenden Nerven, ja nach dem Ausschneiden aus dem Körper, so lange weiter pulsiert, wie es ausreichend ernährt wird. Näheres hierüber s. unter b. Die zum Herzen tretenden Nerven wirken nur regulierend auf Frequenz und Stärke der Pulsationen.

1) Hemmende (verlangsamende und schwächende) Herznerven.

Der Vagus hat die merkwürdige Eigenschaft, bei anhaltender Reizung (elektrisches oder mechanisches Tetanisieren, chemische Reizung) die Herzkontraktionen zu verlangsamen und bei starker Reizung Stillstand des ganzen Herzens in Diastole zu bewirken (Ed. Weber, Budge); er ist also für das Herz ein Hemmungsnerv. Jede Reizung des stillstehenden Herzens bewirkt eine einmalige Kontraktionsfolge der Herzabteilungen. Bei Warmblütern sind die Vagi beständig (tonisch) erregt, so daß ihre Durchschneidung Beschleunigung der Pulsationen bewirkt. Näheres hierüber S. 491 f.

Sowohl die Reizung wie die Durchschneidung beider Vagi hat stärkere Wirkung als diejenige nur des einen. Zur Herzhemmung genügt auch rythmische Reizung in langsamem Tempo (v. Bezold). Die Reizstärke muß erheblich größer sein, als bei motorischen Nerven (Imamura).

Beide Vagi haben meist ungleich starke Wirkung. Ist der eine Nerv erschöpft, so schlägt das Herz wieder, kann aber in der Regel durch den anderen Vagus von neuem zum Stillstand gebracht werden. Während des Stillstandes macht direkte Herzreizung eine einzelne Pulsation, jedoch

nicht mehr bei starker Vagusreizung (ECKHARD, SCHIFF). Im Beginn der Vagusreizung erfolgt meist noch eine Kontraktion im alten Tempo, ehe die Verlangsamung oder der Stillstand eintritt; ebenso überdauert die Verlangsamung die Reizung eine Zeit lang; die Wirkung des Vagus hat also ein beträchtliches Latenzstadium und eine Nachwirkung (DONDERS). Bei neugeborenen Tieren ist die Vagusreizung zuweilen unwirksam (v. ANREP), ebenso bei Kaltblütern und im Winterschlaf.

Die Wirksamkeit der Vagi wird durch zahlreiche Einwirkungen auf das Herz beeinflußt. Kälte hebt sie auf, Wärme scheint sie zu begünstigen. Erhöhter Druck im Herzen vermindert die Vaguswirkung (LUDWIG & LUCHSINGER); überhaupt tun dies alle auf das Herz exzitierend wirkenden Eingriffe. Die Wirksamkeit der Vagi wird ferner durch zahlreiche Gifte aufgehoben, besonders durch große Dosen Kurare und durch Atropin. Dagegen bewirkt Muskarin, auch nach Durchschneidung der Vagi, diastolischen Herzstillstand, anscheinend durch Reizung der Vagusendigungen im Herzen; Atropin hebt denselben auf. Nikotin wirkt zuerst reizend, dann lähmend (Stillstand, dann schneller Schlag, der durch Vagusreizung nicht aufgehoben wird).

Neben der Verlangsamung tritt auch eine Schwächung der Herzschläge bei der Vagusreizung ein; bei gewissen Reizungsarten, z. B. durch rythmische Induktionsschläge, kann sogar Schwächung ohne Verlangsamung erfolgen (COATS, GASKELL, HEIDENHAIN). Bei der Schildkröte rühren beide Wirkungen von verschiedenen Vagusfasern her, welche verschiedenen Verlauf im Herzen haben (GASKELL).

Außerdem wird durch die Vagusreizung die Diastole verstärkt, was man schon an dem platteren Daliegen des Herzens im Vagusstillstande sieht (HEIDENHAIN, STEFANI); nach letzterem Autor soll, wenn bei erhöhtem Druck im Herzbeutel die Diastole verhindert wird (S. 487), Vagusreizung dieselbe wiederherstellen, was als „aktive Diastole“ zu deuten wäre.

Wie Reizung des Vagus wirkt auch Reizung seiner Ursprungsgegend im Kopfmark, und im Vaguszentrum muß auch der Ursprung der oben erwähnten tonischen Erregung der Herzhemmungsnerven gesucht werden. Dieser Tonus zeigt beim Hunde zeitliche Schwankungen, welche anscheinend mit der Periodik des benachbarten Atemzentrums zusammenhängen: die Pulsfrequenz ist in der Inspiration erhöht, in der Exspiration vermindert.

Hieraus kann aber nicht ohne weiteres geschlossen werden, daß der Tonus inspiratorisch vermindert ist, sondern der Zentralzustand und der Herzeffekt sind durch das

ziemlich lange Latenzstadium der Herzhemmung zeitlich gegen einander verschoben (Fredericq). Neuerdings (Spallitta) wird die inspiratorische Beschleunigung als ein von den Inspirationsmuskeln ausgehender Reflex erklärt.

Wie alle Zentra (S. 271), wird auch das Herzhemmungszentrum durch Dyspnoe (Traube, Donders) stark erregt, d. h. der Herzschlag verlangsamt; ähnlich wirkt erhöhter Blutdruck im Gehirn (daher ist der Puls im Stehen schneller als im Liegen; vgl. unten), ferner Erwärmung des Kopfmarks (Deganello), auch manche Gifte. Andere (Chloroform, Chloral) heben den Tonus auf. Beim Neugebornen (Soltmann) und im Winterschlaf fehlt der Tonus, ebenso bei Kaltblütern.

Reflektorisch wird das Herzhemmungszentrum mannigfach beeinflußt. Fast alle sensiblen Nerven bewirken bei Reizung ihrer zentralen Enden Verlangsamung oder Stillstand des Herzschlages, welche Effekte nach Durchschneidung der Vagi ausbleiben. Auch Verminderungen des Vagustonus können reflektorisch eintreten.

Als positiver Reflex ist anzuführen, daß Reizung eines zentralen Vagusendes den Herzschlag verlangsamt, wenn der andere Vagus erhalten ist (v. Bezold). Beim Frosche bewirkt ferner Klopfen der Baucheingeweide mit dem Finger Vagusstillstand des Herzens (Budge, Goltz). Als reflektorische Hemmung ist zu deuten, daß Aufblasung der Lunge den Puls beschleunigt. Wie alle Reflexe (S. 269), werden auch die angeführten durch starke Reizung fremder sensibler Nerven unterdrückt.

In welcher Weise der Vagus den Herzschlag beeinflußt, wird weiter unten erörtert.

2) Beschleunigende und verstärkende Herznerven.

Reizung des Kopfmarks (nach Durchschneidung der Vagi) oder des Halsmarks bewirkt Zunahme der Pulsfrequenz durch Beschleunigungsnerven (Akzeleratoren), welche durch die Rami communicantes der unteren Zervikalnerven, die Ansa Vieussenii und das Ganglion stellatum in den Plexus cardiacus eintreten, und in diesem Verlauf gereizt den Puls beschleunigen (v. Bezold, M. & E. Cyon, Schmiedeberg u. A.). Der Halssympathikus (v. Bezold) und der Vagus (s. unten) führen ebenfalls meistens beschleunigende Fasern. Das Zentrum derselben scheint im Kopfmark zu liegen. Es ist nicht beständig erregt; denn die Rückenmarksdurchschneidung bewirkt keine Verlangsamung des Herzschlags, wenn die mit der Markdurchschneidung verbundene Blutdrucksenkung, welche an sich verlangsamend wirkt (S. 495), vermieden wird (Gebr. Cyon). Durch Erstickung wird das Beschleunigungszentrum erregt (Dastre & Morat).

Der zeitliche Verlauf der Akzeleranswirkung (bei direkter Reizung) ist wesentlich von dem der Vaguswirkung verschieden, sie tritt viel langsamer ein, und schwindet

langsamer. Durchaus streitig ist es, ob die Hemmungs- und Beschleunigungsnerven einfache Antagonisten sind, deren Wirkungen sich algebraisch summieren, oder ob sie verschiedene Angriffspunkte im Herzen haben; auf die zahlreichen Versuche in dieser Richtung kann hier nicht eingegangen werden.

Der Vagus enthält neben den hemmenden ebenfalls beschleunigende Fasern, seine Reizung wirkt, nach Lähmung der ersteren durch Atropin, beschleunigend (Schmiedeberg, Heidenhain). Sehr schwache Vagusreizung bewirkt zuweilen auch ohne Atropin Beschleunigung des Herzschlages (Schiff, Giannuzzi), ebenso chemische Reizung des Kopfmarks (Heidenhain). Die beschleunigenden Vagusfasern wirken zugleich verstärkend auf den Herzschlag (Heidenhain); nach Anderen (Pawlow, Hofmeister) gibt es besondere verstärkende Fasern im Vagus, welche aber im Halsteil fehlen und erst mit den beschleunigenden hinzutreten; sie verlaufen hauptsächlich im starken inneren Herzast des Vagus. Auch die Akzeleratoren sollen verstärkende Fasern enthalten, da zuweilen nur Verstärkung eintritt (François-Franck).

3) Vasomotorische und trophische Herznerven.

Die Gefäßnerven der Koronararterien verlaufen hauptsächlich im Vagus (Porter, Langendorff); neben den verengernden sind auch erweiternde festgestellt, weniger im Vagus, als im Brustsympathikus (Langendorff & Maass). Das Froschherz hat keine Wandgefäße, also auch keine Gefäßnerven (s. unten).

Nach Durchschneidung der Vagi unterhalb des Abgangs der Kehlkopfnerven sollen bei Warmblütern Veränderungen des Herzfleisches auftreten, welche auf Wegfall eines trophischen Einflusses (S. 245 f.) bezogen werden (Eichhorst; vgl. jedoch S. 285).

4) Sensible Herznerven.

Wenn man von gewissen pathologischen Erscheinungen absieht, welche noch nicht genügend aufgeklärt sind, so gibt das Herz zu Empfindungen nicht Veranlassung. Das bei abnorm heftigem Herzschlage fühlbare Herzklopfen ist wesentlich eine Empfindung des Pulsierens der Halsarterien. Dagegen wird der aus dem Plexus cardiacus in die Vagusbahn übergehende Nervus depressor als zentripetaler reflektorischer Herznerv angesehen; seine Wirkungen betreffen das Gefäßzentrum und werden unten bei diesem angeführt.

b. Die Auslösung des Herzschlages.

1) Nutritive Bedingungen der Herztätigkeit.

Das ausgeschnittene Herz schlägt beim Kaltblüter (Frosch, Schildkröte) in feuchter, kühler Luft Tage lang, beim Warmblüter höchstens Minuten. Aber auch das Warmblüterherz läßt sich lange schlagend erhalten, wenn man es künstlich mittels der Koronararterien mit arteriellem Blute speist (Langendorff, Porter), am längsten in komprimiertem Sauerstoff. Außer der Sauerstoffzufuhr ist das Herz auf gewisse im Blute enthaltene Nährstoffe, sowie auch auf Abfuhr der Kohlensäure

und anderer Produkte, wie jeder Muskel, angewiesen (Ludwig, Volkmann, Goltz u. A.)

Jede Koronararterie versorgt einen bestimmten Teil der Herzsubstanz. Die Angabe, daß Verschluß einer einzigen das ganze Herz zur Arythmie (s. unten) und zum Stillstand bringe (Cohnheim & v. Schulthess), wird vielfach bestritten. Alle Ernährungsstörungen schädigen zuerst die linke Kammer, wodurch Stauungen im Lungenkreislauf und Lungenödem entstehen können (Samuelson, S. Mayer). Das Froschherz wird lediglich durch das in das trabekuläre Gefüge eindringende Blut der Herzhöhlen ernährt.

Am Froschherzen lassen sich die zur Ernährung nötigen Stoffe am besten feststellen. Mit bloßer isotonischer Salzlösung schlägt es bei Gegenwart von Sauerstoff oder Luft allerdings lange, aber mit beständig abnehmender Intensität; günstiger erweist sich Zusatz von etwas Blut oder Serum und schwach alkalische Reaktion der Lösung (wahrscheinlich wegen Bindung der Kohlensäure). Ob das Serumalbumin wesentlich ist (Kronecker), oder durch andere kolloide Substanzen, wie Gummi, ersetzbar (Heffter, Albanese), ist streitig. Günstiger als bloße Kochsalzlösung wirkt auch Zusatz kleiner Mengen von Kalzium- und Kaliumsalzen (Ringer'sche Mischung).

In isotonischen Lösungen von Nicht-Elektrolyten (Zucker, Glyzerin) pulsieren Herzen und Herzstücke nicht; es scheinen also freie Ionen erforderlich zu sein, welche man als „rythmisierende" bezeichnet hat (Loeb). Zu denselben soll namentlich Natrium gehören, während der Kalziumzusatz (s. oben) dadurch unentbehrlich sei, daß er gewisse giftige Wirkungen des Na verhindere. Andere (Howell, Greene) behaupten umgekehrt, daß Ca und K die Pulsationen unterhalten.

Zu Versuchen dieser Art verbindet man meist das Froschherz mit einem künstlichen Kreislauf (William u. A.), welcher die ausgetriebene Flüssigkeit in das Herz zurückführt, und umgibt es auch außen mit passender Flüssigkeit. Ein seitlich angeschlossenes Quecksilbermanometer mit schreibendem Schwimmer gestattet zugleich die Pulsationen zu registrieren. Die in die Herzkammer eingeführte Kanüle (Perfusionskanüle, Kronecker) hat zweckmäßig eine Längsscheidewand und getrennte äußere Mündung beider Hälften, so daß man die Speiseflüssigkeit beliebig erneuern kann. Zur Registrierung der Herztätigkeit kann man auch Fühlhebel benutzen, welche auf die Herzabteilungen aufgesetzt werden, oder an die letzteren Fäden anhaken, welche am Schreibhebel angreifen und die Verkürzungen aufzuschreiben gestatten (Suspensionsmethode von Engelmann).

2) Einfluß der Temperatur, Spannung u. s. w.

Ein Froschherz, auf ein dünnwandiges Gefäß gelegt, durch welches temperiertes Wasser geleitet wird, zeigt den mächtigen Einfluß der Temperatur. Bei 0° (des Wassers) sind die Pulsationen äußerst selten, mit zunehmender Temperatur wächst die Frequenz schnell und wird bei 20 bis 30° ungemein hoch; bei höheren Temperaturen nimmt sie ab. Erreicht das Herzfleisch selbst Temperaturen unter 4° oder über 30°, so tritt

temporärer Stillstand ein. Auch das Warmblüterherz schlägt innerhalb gewisser Grenzen um so schneller, je höher die Temperatur. Kälte- und Wärmestillstand tritt hier, abgesehen von tödlichen Temperaturen, nicht ein (LANGENDORFF).

Mit der Spannung der Herzwand, also der Höhe des Blutdrucks, wächst im allgemeinen Frequenz und Stärke der Kontraktionen, wenn auch im einzelnen die Angaben von einander abweichen.

Erhöht man (bei durchschnittenen Herznerven, um die Wirkungen vom Gehirn her auszuschließen) den Blutdruck, z. B. durch Verschluß der Aorta, oder durch Verengerung der feineren Arterien (Reizung des Gefäßzentrums oder einflußreicher Gefäßnerven), so wird bei warmblütigen Tieren die Pulsfrequenz erhöht, während Abnahme des Blutdrucks sie vermindert (C. LUDWIG & THIRY); diese Angabe wird auch für das Froschherz (M. LUDWIG & LUCHSINGER, FODERÀ) und für das Schneckenherz (BIEDERMANN) gemacht und aus Zunahme der Muskelerregbarkeit mit der Dehnung erklärt (S. 144). Auch kann Druck den Vagusstillstand (S. 490) und den Wärmestillstand (s. oben) verhindern (STEWART). Dagegen findet MAREY umgekehrt am Kaltblüterherzen innerhalb gewisser Grenzen Abnahme der Frequenz mit zunehmendem Druck, so daß die Arbeit konstant bleibt. Andere finden am isolierten Kalt- und Warmblüterherzen, wenn der venöse Zufluß konstant erhalten wird, die Pulsfrequenz vom Druck völlig unabhängig (MARTIN mit HOWELL, WARFIELD u. A.).

3) Besondere Eigenschaften des Herzmuskels.

Die Muskelfasern des Herzens haben mit den Skelettmuskeln die hier allerdings relativ grobe Querstreifung und eine ziemlich deutliche Faserung gemein, welche in longitudinalen, schrägen und zirkulären Schichten angeordnet ist, weichen aber in dem netzförmigen Zusammenhang der Fasern ab; mit den glatten Muskeln stimmt überein, daß die Zellindividuen der Fasern wenig mit einander verschmolzen und leicht zu isolieren sind; daher das S. 157 angeführte elektromotorische Verhalten.

In physiologischer Hinsicht steht, wie in anatomischer, die Herzmuskulatur zwischen der Skelett- und Eingeweidemuskulatur, vor allem in der Dauer der Zuckung. Die Systole wird meist als einfache Zuckung betrachtet (vgl. jedoch S. 488).

Reizversuche an ruhenden Herzstücken ergeben, daß, abweichend vom Verhalten der Skelettmuskeln, die Kontraktionsgröße nicht mit der Reizstärke wächst, sondern an der Schwelle sofort maximal ist, so daß der Minimalreiz zugleich Maximalreiz ist (BOWDITCH, KRONECKER). Am pulsierenden Herzen können durch Einzelreize Extrasystolen eingeschaltet werden; jedoch verhält sich der Herzmuskel für künstliche Reize unerregbar (refraktär) auf der Höhe der Systole selbst und kurz nachher (MAREY, E. MEYER). Diese beiden Tatsachen lassen sich darauf zurückführen, daß das Herz bei jedem überhaupt wirksamen Reiz seine ganze disponible Energie frei macht und daher eine Zeit lang unerregbar bleibt. Hierauf beruht ferner, dass periodische Reizung bei

schnellem Rythmus nicht mehr isorythmische Pulsationen hervorrufen kann, sondern wie ein kontinuierlicher Reiz wirkt, und daß man das Herz nicht in Tetanus versetzen kann. Endlich wirken kontinuierliche Reize am pulsierenden Herzen beschleunigend, am ruhenden Pulsationen hervorrufend, was man daraus erklären kann, daß der beständige Reiz immer von neuem auslösend wirkt, wenn das Refraktärstadium der letzten Kontraktion vorüber ist.

Das Herz soll tetanisierbar sein, wenn die Hemmungsnerven durch Vagusreizung oder Muskarin erregt sind (Frank, Walther); dies würde darauf deuten, daß in diesem Zustande die Einzelerregungen nicht alle Energie verbrauchen.

Wie die glatten Muskeln (S. 176), leitet auch der Herzmuskel die Erregung leicht von Zelle zu Zelle. So bringt an einem ruhenden Herzen, welches mannigfach zerschnitten ist, ein an irgend einer Stelle angebrachter Reiz alle Teile zur Kontraktion, soweit sie überhaupt, wenn auch nur durch schmale Substanzbrücken, mit einander noch zusammenhängen.

Ueber die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sind die Angaben sehr verschieden. Sie läßt sich wie am Skelettmuskel, mechanisch (an langen Zickzackstreifen, aus einem Froschherz hergestellt) oder galvanisch mittels der phasischen Aktionsströme (Kapillarelektrometer) messen; ersteres Verfahren hat 10—30 mm (Engelmann), letzteres 125 mm (Sanderson & Page) ergeben. Da bei der natürlichen Systole die Kontraktion von der Basis zur Spitze fortschreitet (s. unten), entstehen auch hier phasische Aktionsströme zwischen Basis und Spitze, welche am Galvanometer und am Kapillarelektrometer rythmische Bewegung machen und sekundäre Zuckung an angelegten Nervenmuskelpräparaten hervorbringen. Die Aktionsströme werden durch Wegfall der zweiten Phase (Abschneiden der Herzspitze und Ableiten von der Schnittfläche) stärker. Auch am Menschen kann man Zweige der Herzaktionsströme zwischen geeignet gelegenen Hautpunkten am Kapillarelektrometer sehen (Waller). — Der Demarkationsstrom des Herzens zeigt bei Vagusreizung positive Schwankung (Gaskell), was sich leicht daraus erklärt, daß die Diastole vollständiger wird (S. 491).

Eine bemerkenswerte Eigenschaft des Herzmuskels ist, daß er durch viele schädliche Einflüsse (besonders elektrische, s. unten) in Arythmie verfällt, d. h. unfähig wird zu einheitlichen Kontraktionen, statt deren ein regelloses Wühlen und Wogen, anscheinend eine gröbere Art fibrillärer Kontraktionen, auftritt. Wahrscheinlich liegt eine Störung des muskulären Leitungsvermögens zu grunde.

Manche Gifte (Veratrin, Digitalin, Koffein, Chinin u. A.) bewirken eine Kontraktur (S. 132) des Herzmuskels, also systolischen Stillstand, der in Starre übergeht. Die Totenstarre des Herzens dauert sehr lange an. — In der Leiche überlebt das Herz oft die Skelettmuskeln (vgl. auch S. 149); namentlich die Hohlvenen pulsieren oft noch lange. Selbst nach tagelangen Stillständen des Warmblüterherzens in der Kälte ist noch Wiederbelebung möglich (Kuliabko).

4) Ursprung der automatischen Pulsationen.

Das Pulsieren des Herzens nach Abtrennung der äußeren Nerven schrieb man lange allgemein den im Herzfleisch enthaltenen Ganglienzellen zu, von denen das Froschherz namentlich zwei Anhäufungen besitzt: im Hohlvenensinus (Remak), und an der Basis der Kammer (Bidder). Bedenken gegen diese Lehre wurden namentlich erhoben, weil das Herz früher Embryonen und vieler Wirbellosen (Schnecken) keine Ganglienzellen enthält, und weil die Nerven und Ganglienzellen in das fötale Herz von den Spinalganglien hineinwachsen, also angeblich zum sensiblen System gehören (His & Romberg; dies Argument würde jedoch auch das ganze sympathische Nervensystem als sensibel erscheinen lassen). Auch pulsiert beim Frosche der abgetrennte Aortenbulbus (S. 483), obwohl er ganglienlos ist (Engelmann).

Scheinbar entschied sich trotzdem die Frage zu Gunsten ganglionären Ursprungs der Pulsationen, indem von zerstückelten Froschherzen nur solche Teile spontan pulsierten, welche Nervenzellen enthielten (v. Bezold). Insbesondere steht die abgeschnittene ganglienlose Herzspitze still. Freilich pulsiert auch diese, wenn sie mit einem eingebundenen Manometer verbunden ist (Merunowicz). Dies scheint indes nur auf permanenter Reizung durch die Spannung der Wand und chemische Eigenschaften der Speiseflüssigkeit zu beruhen; denn die nur abgequetschte, aber noch mit dem Herzrest zusammenhängende, mit dem Herzblut erfüllte Spitze pulsiert nicht (Heidenhain, Bernstein). Immerhin zeigt das Pulsieren der Spitze, daß kontinuierliche Reize den Herzmuskel zu rythmischen Kontraktionen bringen können (vgl. S. 144), was den Ausgangspunkt weiterer Feststellungen bildete.

Unter den Zerstückelungsversuchen ist namentlich der Stannius'sche Versuch bemerkenswert. Nach Abschneiden, besser Abbinden, des Venensinus pulsiert dieser weiter, während das übrige Herz längere Zeit stillsteht, anscheinend durch Reizung hemmender Apparate. Trennt man jetzt die Kammer von den Vorkammern, so pulsiert erstere, während letztere in Ruhe bleibt. Auf die sehr mannigfachen Deutungen dieses Versuches, welche immer noch streitig sind, kann hier nicht eingegangen werden.

An Stelle der ganglionären Erregung nehmen neuerdings viele Autoren an, daß der Herzmuskel, ähnlich wie viele niedere kontraktile Apparate (S. 114), eine funktionelle Selbständigkeit besitze, genügend um ihn zu automatischer Rythmik, vielleicht infolge kontinuierlich sich entwickelnder Reize, zu befähigen. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Kontraktionen von Venenenden (Sinus), Vorkammern und Kammern würde

dann also auf peristaltischer Fortpflanzung der Erregung beruhen. Während dieselbe aber am einfachen Herzschlauch des Embryos (Kap. XV) gleichmäßig vorrückt, müßte sie an den Grenzen der Herzabteilungen Pausen machen. Diese letzteren waren früher ein Hauptargument für die Annahme, daß die Koordination der Herzabteilungen in nervösen Zwischengliedern begründet sei. Seit man aber gefunden hat, daß zwischen den Muskulaturen der Herzabteilungen keine völlige Trennung, sondern schmächtige muskuläre Verbindungen bestehen (Kent, Gaskell, Engelmann), nimmt man an, daß diese die Fortleitung vermitteln, aber wegen besonderer Eigenschaften so langsam, daß der Anschein einer Pause entsteht; man nennt diese „blockierenden" Zellen Blockzellen.

Nach dieser Lehre müßten die großen Venen (resp. der Venensinus) den eigentlichen Anstoß zu jeder Pulsation geben. Hierfür sprechen in der Tat zahlreiche Umstände, namentlich daß bei gestörter Fortleitung oft die primären Herzteile weiter pulsieren, während die späteren, namentlich die Kammern, stillstehen, oder nur bei jedem zweiten oder dritten etc. Schlag mitpulsieren, ferner Erwärmung (S. 494), wenn sie die Kammer allein trifft, ihren Rythmus nicht beschleunigt (Gaskell u. A.). Die Schwierigkeit, daß der Herzschlag von zwei von einander unabhängigen Ursprüngen ausgehen müßte, scheint dadurch überwunden werden zu können, daß in den Vorkammern, die nur Einen Muskel bilden, die beiderseitigen Wellen gezwungen sind, sich zu vereinigen (Fredericq). Eine andere Schwierigkeit besteht darin, daß bei Reizung der Kammer im allgemeinen nicht rückwärts Pulsation des Vorhofs und der Kammer auftritt (nach Engelmann doch an frischen Herzen); indes beweist dies nichts für nervöse Zwischenglieder, denn dieselbe Irreziprozität der Leitung zeigt auch der embryonale Herzschlauch (Fano).

Aus dem experimentellen Material, welches für diese Frage vorliegt, sei hier nur noch Folgendes erwähnt. Bewirkt man an einem pulsierenden Herzteil durch einen (nicht in das Refraktärstadium fallenden) Momentanreiz eine Extrasystole, wie S' in Fig. 202 (Froschherz, oben normale Schlagfolge), so bleibt die nächste normale Systole aus, die folgende tritt aber zur gewöhnlichen Zeit ein; die Pause ist also „kompensatorisch" verlängert; nach zwei Extrasystolen (S'', S'') können sogar zwei normale Systolen ausbleiben; der Herzteil macht also zu bestimmten Zeiten Systolen, welche freilich verhindert, aber nicht verschoben werden können. An den primären Herzteilen (Venensinus) ist dagegen das Verhalten anders (s. Fig. 203). Nach der Extrasystole S''' erfolgt hier die nächste Systole im gewöhnlichen Intervall.

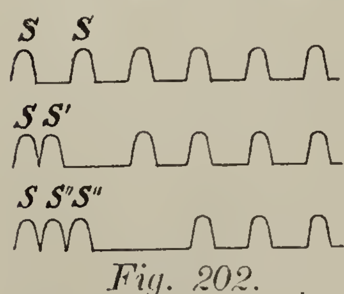


Fig. 202.

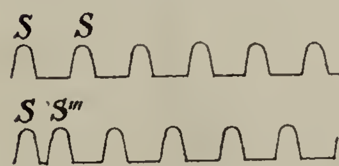


Fig. 203.

(Tigerstedt & Strömberg, Engelmann.) Man schließt hieraus, daß nur die primären Herzteile eine selbständige Rythmik entwickeln.

Dennoch halten viele Autoren an dem ganglionären Ursprung der Automatie und der Koordination des Herzens fest, und manche nehmen sogar ein einheitliches Koordinationszentrum im Herzen an (in der Kammerscheidewand, etwas über der Mitte, Kronecker & Schmey); man muß zugeben, daß ein direkter Beweis für die Wirkungslosigkeit der Nervenzellen nicht geführt ist, und daß die rein myogene Natur der Herztätigkeit niederer Tiere nichts für höhere beweist; zumal auch viele andere Funktionen in der Entwicklungsreihe sich durch das Hinzukommen des Nervensystems vervollkommnet haben.

Vollends dunkel und streitig ist der Modus, in welchem die verlangsamenden und beschleunigenden Herznerven, sei es auf Ganglienzellen, sei es auf die Muskulatur einwirken. Vor allem ist die Endigungsweise dieser Nerven im Herzen noch nicht bekannt. Der Gedanke, daß die Wirkungen vasomotorischer Natur seien, wird schon durch ihr Auftreten am Froschherzen widerlegt, das gar keine Gefäße hat (S. 493).

Die Vertreter der myogenen Herztheorie betrachten natürlich diese Einwirkungen als solche auf den Muskel, und führen dafür an, daß auch ganglienlose Herzen regulatorische Nerven besitzen. Man unterscheidet neuerdings (Engelmann) vier Arten von Einwirkung (direkter Agentien und auch der Nerven) auf den Herzmuskel: die Einwirkung heißt, wenn sie die Erregbarkeit ändert, bathmotrop, wenn die Kraft, inotrop, wenn die Schlagfolge, chronotrop, wenn die Leitungsgeschwindigkeit, dromotrop. Der Vagus wirkt also negativ chronotrop und negativ inotrop.

Hinsichtlich der negativ inotropen (schwächenden) Wirkung des Vagus ist von Interesse, daß auch direkte mechanische Reize oft lokal Erschlaffung bewirken (Schiff, Rossbach, Aubert). Ferner ist von Wichtigkeit, daß, besonders bei der Schildkröte, die normale Herzsystole einen gewissen Verkürzungsrückstand (S. 132) hinterläßt, welcher periodisch wechselt, so daß die Fußpunkte der Systolenkurve selber eine Kurve bilden (Fano, Bottazzi). Es besteht also ein gewisser, periodisch schwankender Kontraktionszustand des Herzens, auf den sich die Systolen superponieren, und der als Tonus des Herzens bezeichnet wird. Offenbar wird dieser Tonus durch Vagusreizung vermindert; die Schwankungen desselben werden übrigens nicht beeinflußt.

Bei manchen Schädigungen des Herzens tritt sogen. Gruppenbildung auf (Luciani), d. h. auf eine Reihe von Pulsationen folgt eine längere Pause, und dies wiederholt sich regelmäßig.

Von theoretischer und praktischer Wichtigkeit ist ferner, daß das Herz durch tetanisierende Induktionströme sehr leicht in tödliche Arythmie versetzt wird (Ludwig & Hoffa, S. Mayer); ähnlich wirken auch starke konstante Ströme.

Auch von diesen Erscheinungen ist es streitig, ob sie von Wirkungen auf Nerven-

zellen oder auf die Muskulatur herrühren; jedoch ist letzteres wahrscheinlicher, weil das elektrische Wühlen auch an der isolierten Herzspitze auftritt (Mc William, Porter u. A.). Beim Froschherzen macht der Strom kein Wühlen (Hermann & Neumann), dagegen oft wellenförmigen Ablauf von Kontraktionen in der Stromrichtung (Bernstein u. A.), vielleicht analog dem galvanischen Wogen der Skelettmuskeln (S. 143). An abgekühlten Warmblüterherzen fehlt das elektrische Wühlen (Langendorff); andrerseits tritt es am Froschherzen in der Wärme ein (Bätke). Die verschiedenen Säugetiere verhalten sich in Bezug auf die Leichtigkeit, mit welcher elektrisches Wühlen eintritt, sehr verschieden; ebenso ist bei manchen Restitution, namentlich durch Massieren des Herzens möglich, bei anderen nicht (Prevost & Battelli). Aufsteigende Ströme scheinen gefährlicher zu sein, als absteigende (Hermann & Neumann). Ströme von sehr hoher Spannung (1200—4000 Volt) sollen unschädlich sein, ja sogar das wühlende Herz restituieren können (Prevost & Battelli). Der Tod durch Elektrizität beruht hauptsächlich auf den das Herz treffenden Zweigströmen (Battelli).

c. Die Pulsfrequenz.

Die Frequenz der Herzschläge wird, weil sie am bequemsten am Arterienpuls gezählt wird, gewöhnlich Pulsfrequenz genannt. Sie beträgt im Mittel beim Erwachsenen 72 in der Minute; beim Fötus ist sie sehr groß (140 kurz vor der Geburt); sie sinkt bis zum 21. Jahre. Beim Manne ist sie um einige Schläge geringer als beim Weibe; bei manchen Tieren ist der Geschlechtseinfluß viel größer (z. B. Hengst 30, Stute 40). Endlich pflegen große Personen langsameren Puls zu haben als kleine, was jedoch durchaus nicht allgemein zutrifft; ebenso haben große Säuger langsameren als kleine (Pferd s. oben, Rind 35—42, Schaf 68—80, mittlerer Hund 90—100, Kaninchen 140—240). Kaltblüter haben im Verhältnis zu ihrer Größe ungemein langsamen Herzschlag (Frosch z. B. 40—50).

Bei demselben Individuum wechselt die Pulsfrequenz vielfach. Sie wird erhöht durch Wärme, Muskelanstrengung, Verdauung, ist ferner von der Körperhaltung abhängig, nämlich im Stehen höher als im Liegen, und am geringsten bei Vertikalstellung mit Kopf nach unten. Außerdem zeigt sich ein von Mahlzeiten und Bewegung unabhängiger Einfluß der Tageszeit, nämlich ein Minimum in den frühen Morgenstunden und ein Maximum gegen Abend. Den entschiedensten und schnellsten Einfluß haben Gemütsbewegungen. Viele Gifte und Arzneistoffe verändern die Frequenz.

Viele dieser Einflüsse werden durch die Vagi vermittelt, so die der Affekte, ferner der Körperhaltung; letztere verliert größtenteils ihren Einfluß nach Durchschneidung der Vagi. Daß derselbe sich nicht auf Muskelanstrengung reduzieren läßt, wird dadurch bewiesen, daß er auch eintritt, wenn die Person passiv auf einem drehbaren Brett verstellt wird. Vermutlich handelt es sich nur um den Einfluß des Blutdrucks auf den Vagustonus (vgl. S. 518). Hinsichtlich der Temperatur ist es noch nicht entschieden, ob außer der direkten Wirkung (S. 494), welche beim Warmblüter nur gering sein kann

(Kap. XIII), auch eine nervöse, reflektorische beteiligt ist. Beim Einfluß der Anstrengung kann es sich außer koordinierter Einwirkung des Gehirns auch um direkte Wirkung von Muskelprodukten handeln (vgl. Kap. IX die analoge Beeinflussung der Atmung). Zweifellos sind alle funktionellen Aenderungen des Herzschlages für die betr. Zustände zweckmäßig, obwohl für viele Fälle, namentlich den Einfluß der Affekte, der Zusammenhang noch nicht übersehbar ist.

Für die Abnahme der Pulsfrequenz mit zunehmender Tiergröße läßt sich ein wahrscheinlicher Grund angeben (s. unten S. 514).

3. Die Blutströmung in den Gefäßen.

A. Die Mechanik der Blutbewegung.

a. Allgemeines.

Die beiden großen Strömungen, aus welchen der Kreislauf besteht, der Körperkreislauf und der Lungenkreislauf, sind, wenn man von der Pulserscheinung zunächst absieht, stationär; es muß also nicht allein ein beständiges Druckgefälle herrschen (41) vom arteriellen Anfang jeder der beiden Strömungen bis zum venösen Ende derselben, sondern es muß auch (48) durch jeden Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems in der Sekunde gleich viel Blut strömen, und dieses Quantum, das sog. Sekundenvolum des Kreislaufs, wird weiter unten angegeben werden. Die Versuche bestätigen (s. unten), daß der Blutdruck in jedem der beiden Kreisläufe von den Arterienanfängen nach den Kapillaren und von diesen nach den Venenenden am Herzen beständig abnimmt.

Um die Darstellung zu vereinfachen, wird im Folgenden immer nur vom Körperkreislauf die Rede sein, und die Fiktion gemacht werden, daß die Hohlvenen in die linke statt in die rechte Kammer münden, das Herz also Blut aus den Körpervenen direkt in die Aorta pumpt.

Die Blutströmung ist jedoch, wenigstens in den Arterien, nur annähernd stationär, denn das Herz speist die Aorta rythmisch, und diese Rythmik macht sich bis zu den Kapillaren hin als Puls bemerklich; erst in den Kapillaren ist die Strömung wirklich stationär, in den Arterien nur für größere Zeiträume, z. B. Minuten; d. h. in jeder Minute geht auch durch jeden arteriellen Querschnitt gleich viel Blut, aber nicht gleichmäßig auf diese Zeit verteilt.

Die Umsetzung der rythmischen Wirkung der Herzpumpe in eine kontinuierliche Strömung wird durch elastische Kräfte vermittelt, und zwar durch die Elastizität der Arterienwände. Die letzteren werden durch die Herzsystolen in einem Dehnungszustande gehalten, welcher grade ausreicht, genau so viel Blut p. min durch die Kapillaren in die

Venen zu treiben, wie das Herz p. min rythmisch aus den Venen in die Arterien preßt (E. H. Weber).

Wenn das ganz mit Blut gefüllte Gefäßsystem starre Wände hätte, so könnte das Herz das Blut nur durch direktes Vorschieben der ganzen Blutsäule bewegen, und hierzu würde die Herzkraft in der kurzen Zeit einer Systole nicht ausreichen; auch würde ein stoßweises Strömen durch die Kapillaren für den Stoffumsatz in den Geweben unzweckmäßig sein. Die Elastizität gestattet (**55**), Energien aufzuspeichern und allmählich auszugeben, und so kann die Energie einer Systole auf die ganze Dauer der Herzperiode gleichmäßig verteilt werden. Denselben Effekt hat bei der Feuerspritze die Elastizität der komprimierten Luft im Windkessel, beim Gebläse die der komprimierten Luft im vorgelegten Gummibeutel oder beschwerten Balge.

Der mittlere Druck im Arteriensystem muß also um so höher sein, 1) je höher der Widerstand gegen die Entleerung durch die feinen Verzweigungen und die Kapillaren, 2) je größere Blutmengen jede Systole entleert, 3) je häufiger diese Entleerungen, also je größer die Pulsfrequenz. Alles dieses bestätigt die Erfahrung (s. unten). Der Gesamtwiderstand des Lungengefäßsystems ist wegen dessen geringerer Verästelung viel kleiner als der des Körperkreislaufs; da nun die rechte Kammer nach dem Prinzip des stationären Systems genau so viel Blut in gleichen Zeiträumen entleeren muß wie die linke, also wegen gleicher Systolenzahl auch bei jeder Systole, so muß der Druck in den Lungenarterien erheblich niedriger sein, als in den Körperarterien; man findet ihn in der Tat nur $^1/_3$—$^2/_5$ mal so groß.

Außerdem sollte man erwarten, daß der Blutdruck von der Blutmenge abhängig ist, also nach Blutentziehungen sinkt und nach Injektionen von Blut oder Salzlösungen in die Gefäße steigt. Dies ist jedoch nur vorübergehend und in geringem Maße der Fall (Ludwig mit Worm-Müller und Lesser), sei es weil der Gefäßinhalt sich durch auf Aufsaugung, resp. Absonderung schnell wieder auf die Norm bringt, sei es weil das Gefäßsystem durch Verengerung resp. Erweiterung sich an seinen Inhalt anpaßt, anscheinend sowohl durch Aenderungen des Arterientonus (Ludwig) als durch solche der Herztätigkeit (Johansson & Tigerstedt). Uebrigens ist die Dehnbarkeit der Arterien bei dem normalen Arteriendruck am größten (Roy, Zwaardemaker); dies kann ebenfalls dazu beitragen, den Einfluß der Blutmenge auf den Blutdruck gering zu machen.

Der Widerstand des Gefäßsystems muß hauptsächlich da liegen, wo dasselbe in die feinsten Röhren verzweigt ist, also in den Arterienenden und Kapillaren; nach neueren Untersuchungen (Lewy, Campbell) hauptsächlich in ersteren, da hier der Druck am steilsten abfällt, während auf die Kapillaren nur ein kleiner Teil ($^1/_{14}$) des ganzen Druckgefälles kommt. Der Widerstand wird erheblich vermindert durch den Umstand, daß überall die Summe der Astquerschnitte größer ist als der Stamm-

querschnitt, wodurch der Gesamtquerschnitt der Strombahn vom Herzen nach den Kapillaren enorm zunimmt.

Außerdem hängt der Widerstand sehr von der Viskosität (45) des Blutes ab. Dieselbe wird mittels der Durchflußgeschwindigkeit in engen Röhren gemessen.

Die Konstante ρ oder $1/k$ (45) ist nach der Tierart verschieden, und (für Wasser = 1 bei Körpertemperatur) am Menschen etwa 5, am Rinde 6, an Hund und Katze 4—5, Kaninchen 3,3, Frosch 2,5 (Haro, C. A. Ewald, Hürthle & Burton-Opitz, Trommsdorf, Hirsch & Beck). — Der Widerstand der ganzen Blutbahn oder einzelner Teile derselben läßt sich nach Methoden bestimmen, die hier übergangen werden. Für das Kaninchen ist der ganze Widerstand etwa gleich dem eines 300 m langen Rohres von Aortenweite (Hürthle).

Jede systolische Eintreibung in die Arterien hat sowohl eine vorschiebende wie eine zunächst lokal die Wand dehnende und den Druck erhöhende Wirkung. Die letztere muß sich (56) in Form einer Welle (Pulswelle) längs der Arterien und ihrer Verzweigungen fortpflanzen, und zwar (55) mit einer u. a. der Quadratwurzel der Wandelastizität proportionalen Geschwindigkeit. Diese Welle würde auch dann auftreten, wenn keine wesentliche Vorschiebung und kein Abfluß stattfände, im letzteren Falle aber großenteils am Rohrende reflektiert werden. Wegen des amortisierenden Einflusses der Reibungswiderstände (53, 57) muß aber die Pulswelle bei ihrem Ablauf beständig abnehmen; schon in den feineren Arterien, vollends in den Kapillaren, ist sie nicht mehr merklich, wenn nicht ungewöhnliche Umstände obwalten. Die Bewegung der Blutteilchen selbst, d. h. die Beziehung zwischen dem Einfluß der Vorschiebung und der Pulswelle, ist schwer zu übersehen.

Die mathematische Behandlung des Problems ist noch nicht durchgeführt. Aus den Untersuchungen von Th. Young, Gebr. Weber u. A. läßt sich etwa Folgendes entnehmen. Bei plötzlicher Erhöhung und sofortigem Wiedernachlassen des Drucks im Schlauchanfange würde jedes Teilchen eine in sich geschlossene, im allgemeinen elliptische Bahn zurücklegen, wie sie die geschlossenen Kurven ab (einschließlich des punktierten Teiles) der Fig. 204 für die obere Hälfte des Schlauchlängsschnitts $DDDD$ darstellen. Die Ellipsen arten in der Axe AA in grade, in sich zurückkehrende Axenlinien, an der Wand in ebensolche vertikale Linien aus. Die Wand erhält also bei o eine Ausbuchtung bis c, dann eine Einbuchtung bis d, und kehrt dann in die Lage o zurück und alle diese Bewegungen vollziehen sich in jedem mehr nach rechts liegenden Querschnitt etwas später; es würde also eine Berg- und eine Talwelle über den Schlauch ablaufen, und nachher alles zum alten Zustande zurückkehren. Besteht aber die primäre Einwirkung in einer nicht wieder zurückgehenden Eintreibung, so fällt der punktierte Rückkehrteil jeder Ellipse fort, es findet also eine definitive Fortbewegung von a nach b, und an der Wand von o nach c und zurück nach o statt; es läuft also

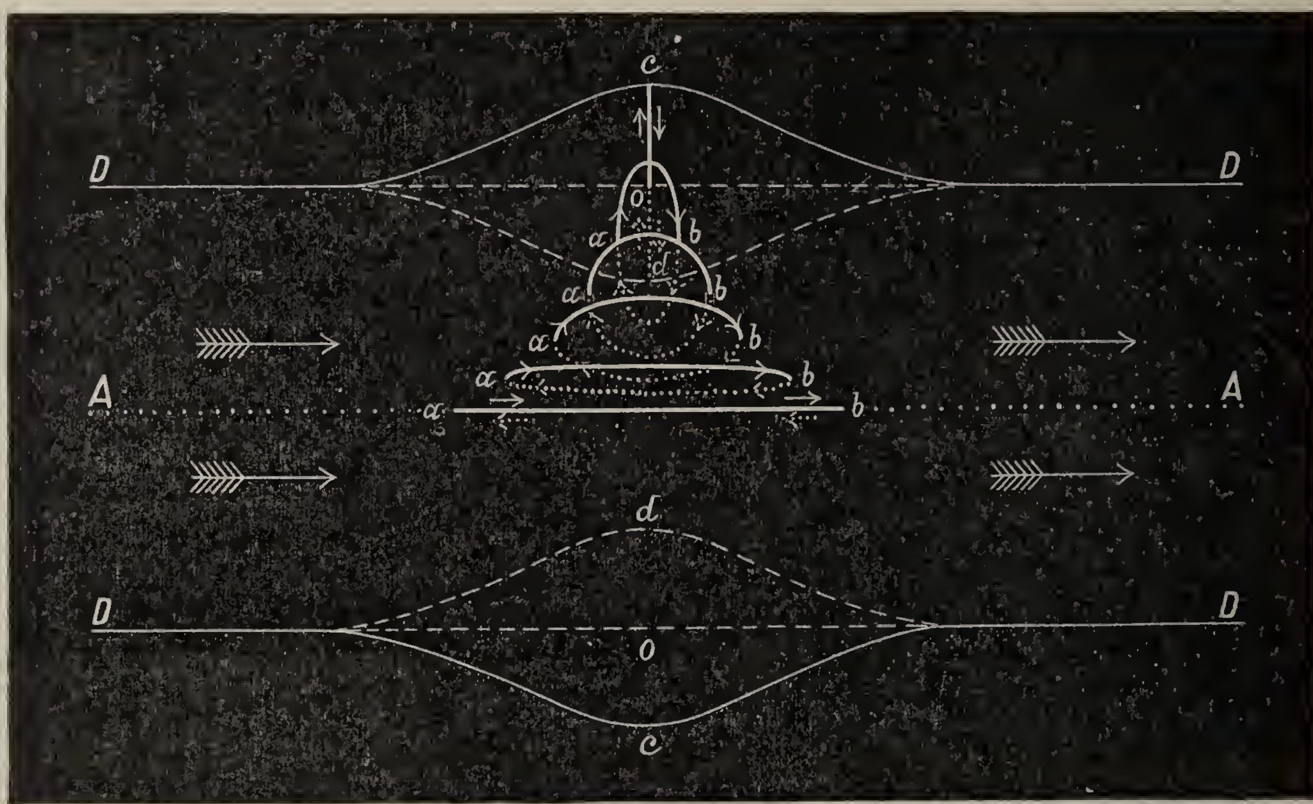


Fig. 204.

nur die Ausbuchtung wellenförmig ab, und die definitive Vorschiebung ist in der Axe am größten und an der Wand selbst Null. Bemerkt sei noch, daß in der Figur die Höhendimensionen im Verhältnis zu den Längendimensionen übertrieben groß dargestellt werden mußten, und das Schema überhaupt nur eine rohe Annäherung bedeutet.

b. Die Erscheinungen an den Arterien.

1) Der Blutdruck.

Der hohe Blutdruck in den Arterien, welcher sich schon durch deren Spritzen beim Anschneiden zeigt (S. 460), ist manometrisch bestimmbar. Er ist zwar bei größeren Tieren höher, aber bei weitem nicht im Verhältnis zur Körpergröße. Wie zu erwarten (S. 501), nimmt er vom Aortenanfang zu den Zweigen ab, aber nur wenig. Das steilste Gefälle hat er erst in den feinsten Verzweigungen; hier also ist der Hauptsitz des Widerstandes (47, 48).

Bei Tieren verwendet man das gewöhnliche Quecksilbermanometer, und schaltet zwischen Blut und Quecksilber eine gerinnungshindernde Lösung, z. B. von Soda (S. 472), ein. Da das Quecksilber wegen des Pulses oszilliert, so muß man den Mitteldruck durch besondere Verfahren entnehmen (s. S. 506). Man drückt gewöhnlich den Druck durch die Niveaudifferenz beider Manometerschenkel aus; es ist aber zu beachten, daß so nur der Ueberdruck über den Atmosphärendruck angegeben wird, welcher gleichsam als Nullpunkt für alle Druckangaben gilt. In diesem Sinne ist also auch der Ausdruck „negativer“ Druck zu deuten.

Beim Menschen ist das Manometer nur ausnahmsweise (bei Amputationen), und nach den Prinzipien der Experimentiermoral eigentlich überhaupt nicht, verwendbar. Einen Ersatz hat man hier in Apparaten gesucht, deren Prinzip erst beim Pulse angegeben werden kann (S. 506).

Folgende ungefähre Angaben seien hier angeführt in mm Hg: Karotis: Pferd über 300, Schaf 200, Hund 170, Katze 150. Femoralis, Brachialis: Mensch 110—180. Fingerarterien: Mensch 80—90. Lungenarterie: Pferd 100, Hund 30 (zu niedrig).

Außer den weiterhin zu betrachtenden pulsatorischen und respiratorischen Schwankungen des arteriellen Druckes kommen, dem S. 502 Gesagten entsprechend, sowohl von der Herztätigkeit wie von Widerstandsänderungen im Gefäßsystem herrührende mannigfach vor. Von den ersteren sei erwähnt, daß nach Durchschneidung der Vagi der Arteriendruck erhöht und bei Reizung derselben erniedrigt ist, bei eintretendem Herzstillstand bis auf Null. Entsprechend wirken auch toxische und pathologische Störungen des Herzschlages, stark herabsetzend z. B. Klappenfehler, wenn sie nicht durch erhöhte Herztätigkeit kompensiert werden. Durch Widerstandsänderung wirken die Innervationszustände der Arterien (s. unten) mannigfach ein, und die Beobachtung des Blutdrucks ist sogar das gewöhnlichste Mittel zu ihrer Feststellung.

2. Der Arterienpuls.

Oben ist dargelegt worden, daß jede Systole eine wellenförmig ablaufende Veränderung an den Arterien hervorbringt, die Pulswelle. An jeder Arterienstelle mit Ausnahme der feinsten Zweige bewirkt sie eine fühl- und sichtbare Erweiterung, eine Zunahme des Blutdrucks, und eine Vermehrung der Stromgeschwindigkeit; alle diese Veränderungen fallen bei dem schnellen Ablauf der Welle noch in die Zeit der Herzsystole; in der Diastole erfolgen die entgegengesetzten Veränderungen.

Der wellenförmige Ablauf zeigt sich darin, daß die Zeit des Pulsmaximums um so später nach der Systole (dem Spitzenstoß) fällt, je weiter entfernt die Arterienstelle vom Herzen, nämlich für die Karotis um etwa 0,1, Radialis 0,17, Femoralis 0,16—0,19, Fußarterien 0,24—0,28 sek. Hieraus berechnet sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle auf 6—9 m; aber außerdem ergibt sich, daß die Welle nicht im Momente des Spitzenstoßes vom Herzen abgeht, sondern etwa 0,06 bis 0,09 sek später (Donders, Marey u. A.).

Diese Geschwindigkeit kann keine konstante sein, da sie von der Spannung der Arterienwand abhängt (s. oben), und diese nicht überall gleich ist. An Gummischläuchen findet man 10—18 m (E. H. Weber u. A.).

Da die Reibungswiderstände die Pulsschwankung amortisieren, wodurch dieselbe an den Kapillaren verschwindet (S. 503), so kann man durch Kompression einer Arterienstelle, auch ohne den Blutstrom zu unterbrechen, den Puls unterhalb der Stelle zum Verschwinden bringen.

Aber auch ohne vermehrte Reibung wird die Pulswelle durch bloße Entspannung einer nicht zu kurzen Arterienstrecke an weiterer Fortpflanzung gehindert, da diese nur auf der elastischen Wandspannung beruht. Um die Wand zu entspannen, wird ein äußerer Druck nötig sein, welcher dem Innendruck gleich ist; man kann daher den arteriellen Druck gleich demjenigen Außendruck setzen, welcher gerade hinreicht, den Puls unterhalb unfühlbar zu machen.

Auf diesem Prinzip beruhen viele Methoden und Apparate, um am unversehrten Menschen den Druck in oberflächlich gelegenen Arterien zu messen, allerdings ziemlich ungenau. Zur Kompression benutzt man beim v. Basch'schen Sphygmomanometer eine mit Wasser gefüllte Gummiplatte, deren Lichtung mit einem Metallmanometer mit Zeiger verbunden ist; die Pelotte wird auf die Arterie (Radialis) so stark aufgedrückt, bis der Puls unterhalb der komprimierten Stelle, oder in dieser selbst (am Zeiger erkennbar) verschwindet. Beim Verfahren von Riva-Rocci wird ein starker ringförmiger hohler Gummikörper um den Oberarm gelegt, und in diesem mit einer Pumpe soviel Wasserdruck hergestellt, daß der Radialpuls verschwindet.

Bei Kompression eines endständigen Gefäßgebietes, z. B. des Fingers, durch Umgebung mit komprimierter Flüssigkeit, verschwindet der Puls selbst bei dem Doppelten des arteriellen Druckes nicht (Marey). Hier ist er vermutlich am größten, wenn der Außendruck dem Innendruck gleich ist. Hierauf beruht Mosso's Sphygmomanometer, welches den Außendruck soweit zu erhöhen gestattet, bis er die stärksten Pulsationen zeigt; der jetzige Druck wird als Innendruck angesehen. Man hat auch angegeben, daß, wenn Gleichheit von Außen- und Innendruck hergestellt ist, die Pulsationen der entspannten Arterienwand von der Haut gefühlt werden, und hierauf ein Verfahren gegründet, durch Eintauchen der Hand in Quecksilber bis zu einer Tiefe, in welcher der Puls fühlbar wird, den Blutdruck zu bestimmen (v. Frey). Diese Methode, sowie einige andere (Hürthle u. A.) sind noch wenig erprobt.

Die durch den Puls bewirkte Druckschwankung wird am direktesten am Manometer beobachtet, dessen Quecksilber im Herztempo auf und nieder schwankt, und mittels eines aufgesetzten graphischen Schwimmers (Ludwig's Kymographion) eine Pulskurve zeichnet (Beispiele s. Fig. 206). Die Trägheit und leichte Beweglichkeit des Quecksilbers deformiert aber die Pulskurve sehr beträchtlich; vor allem erscheinen die Druckschwankungen im Verhältnis zum absoluten Druck viel zu niedrig; mit besseren Mitteln (s. unten) findet man, daß sie ein Drittel, ja die Hälfte des Mitteldrucks betragen können (Fick, Hürthle).

Das Quecksilbermanometer ist daher hauptsächlich zur Bestimmung des Mitteldrucks verwendbar, den man durch Verhinderung des Pulsierens mittels eines eingeschalteten engen Hahns (Setschenow) unmittelbar ablesen kann. Außerdem kann man die mittlere Ordinate der Wellenlinie feststellen, am einfachsten durch Ausschneiden des Flächenstücks zwischen Kurve und Abszisse, Bestimmung seiner Größe durch Wägung des Papiers, und Division derselben durch die Abszissenlänge.

Zur Gewinnung treuerer Druckkurven muß man nach bekannten Prinzipien (**54**) die bewegten manometrischen Körper möglichst klein machen und starke Dämpfung einführen. Hierzu dienen elastische Manometer aus Metall oder einer kleinen Gummimembran, welche mit leichtem Schreibhebel versehen sind (Fick, Hürthle).

Die wahre Form des zeitlichen Verlaufs der Pulsschwankung zeigt noch bequemer und genauer der Sphygmograph, welcher die Durchmesserveränderung der Arterie aufzeichnet.

Der von Vierordt erfundene Sphygmograph, welcher den großen Vorteil der Anwendbarkeit am unversehrten Menschen hat, wurde erst brauchbar, als ihn Marey durch Leichtigkeit des Hebels und Gegenwirkung einer Feder aperiodisch machte, und ihm ein leichtes Uhrwerk unmittelbar anfügte. Richtige Pulskurven erhält man auch, wenn man auf die Pulsstelle ein Spiegelchen klebt, und einen von demselben reflektierten Lichtstrahl auf vorüberziehendes photographisches Papier wirken läßt (Bernstein).

Endlich kann man den Puls mittels einer auf die Arterie gedrückten Gummikapsel auf eine manometrische Flamme (**65**) wirken lassen (Gassphygmoskop, Landois, S. Mayer), und deren Bewegungen photographieren (v. Kries).

In den Kurven des Sphygmographen (Fig. 205) und denjenigen der elastischen Manometer ist der Anstieg steil, der Abfall allmählicher. Der absteigende Schenkel besitzt noch eine variable Anzahl sekundärer Gipfel

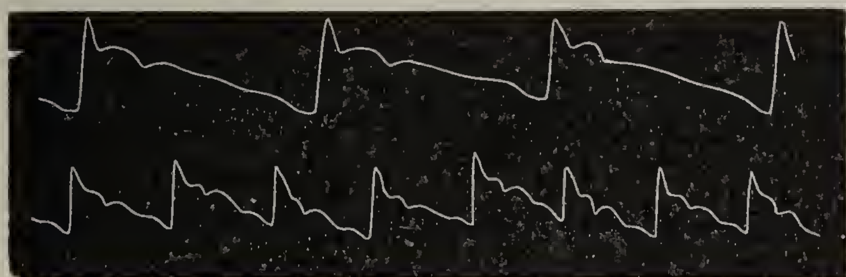


Fig. 205.
Sphygmographenkurven der menschlichen Radialis, oben bei schnellerer Bewegung der Schreibfläche.

(Marey), der Puls ist mindestens doppelschlägig (dikrot), meist aber tri- oder tetrakrot. Die Ursache dieser sekundären Schwankungen liegt nicht etwa in den Apparaten, denn sie sind auch an dem Strahle spritzender Arterien zu beobachten (Landois). Ihre Erklärung ist noch nicht widerspruchsfrei festgestellt.

Einige Autoren deuten die erste (dikrotische) sekundäre Elevation als Wirkung der von den Kapillaren reflektierten Pulswelle; dies ist jedoch unwahrscheinlich, weil die Pulswelle allmählich amortisiert wird (S. 503); außerdem wird eingewendet, daß die Elevation bei Einschaltung eines Schlauches zwischen Aufnahmestelle und Kapillaren sich nicht zeitlich hinausschiebt (Bernstein). Ob sie an den dem Herzen näheren Arterienstellen vom Hauptgipfel entfernter ist, ist streitig. Wahrscheinlich rührt vielmehr die dem Hauptgipfel folgende vorübergehende Senkung von einer durch die Trägheitssaugung (**56**) bewirkten Talwelle her, und auch die folgenden Oszillationen der

polykroten Kurven sind ähnlichen Ursprungs (Moens). Andere Erklärungen (Grashey, Fleming u. A.) sind komplizierter, enthalten aber ähnliche Elemente. Auch aus aktiven Kontraktionen der Arterienwand als Reaktionen auf die plötzliche Blutdrucksteigerung hat man die Polykrotie zu erklären versucht (Roy). Endlich wird behauptet, daß schon die Herzkontraktion selbst den mehrgipfeligen Verlauf hat, welchen die Pulskurve wiedergibt (Talma, Fredericq, vgl. auch Fig. 201, S. 487). Bei erhöhtem Blutdruck nähert sich die dikrotische Elevation dem Hauptgipfel (v. Frey & Krehl).

3) Die respiratorische Druckschwankung.

Der Kymograph zeigt außer der kardialen noch eine zweite, mit der Athmung isorythmische Druckschwankung, auf welche die erstere aufgesetzt ist (Fig. 206). Der Druck steigt während der Inspiration und

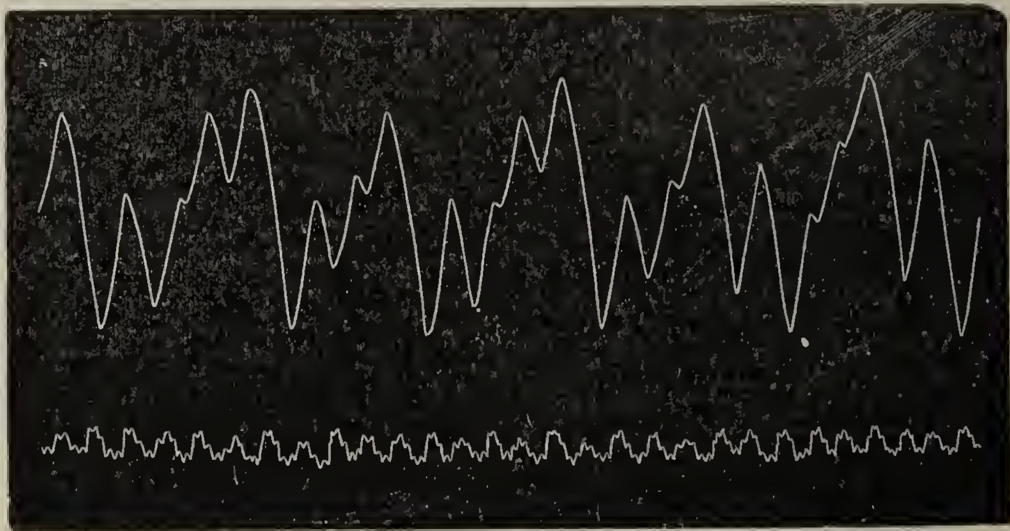


Fig. 206.

Kymographenkurven der Karotis des Hundes (oben) und des Kaninchens (unten).

sinkt während der Exspiration (Ludwig & Einbrodt). Die Ursache dieser Schwankung ist streitig. Beim Menschen ist sie nicht sicher nachgewiesen.

Für ihre Erklärung ist es von Wichtigkeit, daß ihr zeitliches Verhältnis zu den Atmungsphasen bei verschiedenen Tieren verschieden ist (Fredericq): bei Hund und Schwein gilt das im Text angegebene Verhalten, bei Kaninchen, Kalb, Schaf, Pferd, Katze etc. steigt dagegen der Druck bei der Exspiration. Auch in der Lungenarterie tritt die respiratorische Schwankung auf (Bradford & Dean).

Die Atembewegung enthält folgende Momente, welche auf den arteriellen Blutdruck einwirken können: 1. Die stärkere Venenaspiration während der Inspiration muß alsbald die Blutspeisung des linken Herzens und der Aorta vermehren (Einbrodt). 2. Die inspiratorische Dehnung der Lunge verändert Weite und Widerstand ihrer Gefäße, und zwar erstere vergrößernd, wenn sie durch Aspiration, wie bei der natürlichen Atmung, geschieht (bei Aufblasung vermindernd); die natürliche Inspiration muß also die Speisung des linken Herzens und der Arterien im Anfang etwas vermindern, weil die Lunge selbst mehr Blut aufnimmt, dann aber vergrößern wegen des verminderten Strömungswiderstandes (Quincke & Pfeiffer; Funke & Latschenberger; Bowditch & Garland; de Jager).

Da bei Hunden die Schwankungen auch bei weit geöffnetem Thorax vorhanden sind (Wertheimer & Meyer), so können hier die bisher genannten Momente, welche auf Thoraxdruck beruhen, nicht ausschlaggebend sein. Weiter kann in Betracht kommen: 3. Die exspiratorische Verminderung der Pulsfrequenz beim Hunde (vgl. S. 491 und Fig. 206) muß die Blutspeisung der Arterien, also den Druck, bei der Inspiration größer machen als bei der Exspiration; bei den Tieren, denen dieser Einfluß fehlt (Kaninchen u. a.), und bei Hunden, wenn er (durch Atropin) beseitigt wird, kehrt sich die Schwankung um; wahrscheinlich überwiegt hier der Einfluß inspiratorischer Aspiration aus den Arterien (Fredericq). 4. Die respiratorischen Schwankungen des Gefäßtonus (inspiratorische Abnahme, exspiratorische Zunahme, vgl. unten) müssen den Druck während der Exspiration steigern (Schiff, Fredericq). Da die Wirkung aller dieser Momente auf den arteriellen Blutdruck eine gewisse Zeit erfordert, welche bei jedem derselben eine andere und nirgends genau bekannt ist, kann man aus der Koinzidenz der Atmungs- und Druckphasen nicht sicher ersehen, welches das eigentlich wirksame Moment ist; auch die Versuche mit experimenteller Ausschließung der einzelnen Momente haben zu keinem durchschlagenden Resultat geführt.

Von sonstigen Erscheinungen an den Arterien sind noch die Arterientöne zu erwähnen (ein mit dem Pulsmaximum und ein mit dem zweiten Herzton synchronischer), deren Ursache nicht feststeht. Ueber die Stromgeschwindigkeit s. S. 515; über Kontraktilität und Tonus der Arterien s. unten bei der Innervation.

c. Die Erscheinungen an den Venen.

Das Manometer zeigt in den Venenstämmen meist einen negativen Druck, der bei der Inspiration besonders stark wird, so daß bei geöffneter Vene Luft eingesogen werden kann, was freilich meist durch ventilartigen Schluß der Vene selbst verhindert wird. Dieser Lufteintritt ist sehr gefährlich, weil die Luft die Lungenkapillaren verstopft, und schon durch ihre Anwesenheit im Herzen die Systolen fast unwirksam macht, indem diese die Luft komprimieren anstatt Blut auszutreiben. Die Ursache dieser Erscheinungen ist die Saugkraft des Brustkastens (s. Atmung), welche auf die Venen aspirierend wirkt, am stärksten bei der Inspiration. Bei der Exspiration steigt der Druck und kann sogar positiv werden; letzteres ist besonders der Fall bei aktiver Exspiration mit Hindernissen, z. B. geschlossener Stimmritze, beim Blasen, Schreien, Husten; die Venen schwellen hierbei stark an; ihr Inhalt kann zum Stillstand kommen.

Nach neueren Angaben (Magnus, Gärtner) kann Sauerstoffgas in ziemlich großen Mengen ohne Gefahr in die Venen eingetrieben werden, jedenfalls wegen schneller Absorption.

Bei der Dünnwandigkeit der Venen ist ferner häufige Kompression derselben durch anliegende Teile, besonders Muskeln, unvermeidlich;

jede solche Kompression kann aber das Blut, wegen der Venenklappen, nur in der Richtung zum Herzen auspressen, so daß Muskelbewegung den Venenblutlauf befördert.

Die Venenklappen fehlen daher im allgemeinen denjenigen Venen, welche keinem wechselnden Muskeldruck ausgesetzt sind, z. B. den Hirnvenen, Lungenvenen, der Pfortader, Cava inf., Iliaca, den Lebervenen, den im Becken liegenden Aesten der Hypogastrika (die äußeren haben Klappen), der Spermatika des Weibes (beim Manne, wo sie außen liegt, hat sie Klappen); überall kommen hier Ausnahmen vor. Die Klappen sind je nach dem Kaliber der Venen ein-, zwei-, auch dreiblättrig, und fehlen den feineren Venen (unter 2 mm Durchm.). Viele Venen haben nur an der Einmündungsstelle in größere Aeste eine Klappe.

Die angeführten Momente genügen jedoch noch nicht zur vollständigen Erklärung des Venenblutlaufs. Derselbe geht nämlich auch bei weit geöffnetem Thorax an kurarisierten Tieren ungestört von statten, also ohne Aspiration des Brustkastens und ohne Muskeldrücke. Entweder muß also eine aktive Saugkraft des Herzens (S. 486 f.) oder die eigene Muskulatur der Venen wesentlich mitwirken, oder es muß jenseits der Kapillaren noch Triebkraft des Herzens bestehen (sog. Vis a tergo), was sehr wahrscheinlich ist.

Neben den oben angeführten respiratorischen zeigen die größeren Venenstämme auch kardiale Pulsationen (sog. Venenpuls), welche wellenförmig vom Herzen her ablaufen; sie sind freilich von unvergleichlich geringerer Intensität als die der Arterien; die Kurve ist polykrot (Gottwalt, Riegel, Knoll), die genauere Deutung ist noch zweifelhaft. Die Hauptursache ist jedenfalls das bei der Diastole etwas erleichterte Einströmen in den Vorhof, denn seine Kurve stimmt mit der Druckkurve des Vorhofes überein (Fredericq); jedoch scheinen auch die übrigen Herzteile auf die im Thorax liegenden Venenstämme etwa wie auf die Luft in den Atemwegen (Kap. IX) einzuwirken. Der Venenpuls ist auch bei Fissura sterni vorhanden (François-Franck).

Manche Venen, z. B. die V. femoralis unter dem Poupart'schen Bande (Braune), werden durch Bewegungen der Glieder abwechselnd erweitert und verengt, so daß sie in Verbindung mit ihren Klappen ein passives Herz darstellen. An der Flughaut der Fledermaus pulsieren die Venen aktiv in selbständigem, sehr langsamem Tempo. Das aktive Mitpulsieren der Hohl- und Lungenvenenenden ist schon S. 484 erwähnt. — Daß Druck und Geschwindigkeit in den Venen äußerst unregelmäßig sind, geht aus Allem hervor. Die häufige zeitweilige Kompression einzelner Venen macht die Multiplizität der Venen gegenüber den Arterien verständlich.

d. Die Erscheinungen an den Kapillaren.

Der Blutlauf in den Kapillaren ist unter dem Mikroskop an durchsichtigen Teilen (Schwimmhaut, Lunge, Zunge des Frosches, Netz von Warmblütern, Konjunktiva des Menschen) sichtbar. In den feinsten Kapillaren, durch welche nur eine einfache Reihe von roten Blutkörpern

sich hindurchzwängen kann, sieht man diese vielfach ihre Gestalt den Verhältnissen akkommodieren; sie ziehen sich in die Länge, biegen und knicken sich an den Teilungsstellen, drängen sich bis zur Unkenntlichkeit der Konturen zusammen, und nehmen dann wieder ihre natürliche Form an. In einzelnen Zweigen des Kapillarnetzes kann der Blutstrom (vgl. 50) zeitweilig stillstehen oder seine Richtung wechseln.

Sinkt der arterielle Druck auf Null (Ohnmacht, Tod), so werden die Kapillaren der menschlichen Haut blutleer, indem sie sich unter dem Einfluß der Gewebsspannung in die Venen entleeren; um die Kapillaren zu füllen, muß der Blutdruck diese Spannung überwinden (Landerer; Hermann & Natanson).

Der Blutdruck in den Kapillaren kann durch den zur Aufhebung des Blutgehalts erforderlichen äußeren Druck gemessen werden. An der Fingerhaut ist zur Herbeiführung des Erblassens ein Druck von 24 bis 55 mm Hg erforderlich, je nachdem die Hand gehoben oder gesenkt ist; am Ohre 20, am Zahnfleisch des Kaninchens 32 mm (Ludwig & N. v. Kries). Auch die Herzenergie, die allgemeine Blutfülle, der Weitezustand der Arterien und Venen sind von großem und leicht übersehbarem Einfluß.

An der Schwimmhaut des Frosches sind zum Verschluß der Kapillaren äußere Drücke nötig, welche zwischen dem zum Verschluß der Venen und dem zum Verschluß der Arterien erforderlichen Drucke liegen; ersterer beträgt etwa 2—3, letzterer etwa 22 mm Hg (doch erfolgt schon bei 16—17 mm der arterielle Strom stoßweise); das Lumen der Kapillaren wird, obwohl sehr variabel, durch äußeren Druck auffallend wenig beeinflußt, was auf eine aktive Kontraktilität der Kapillarwand deutet (Roy & Brown). Letztere ist schon früher auf Grund direkter Beobachtungen behauptet worden (Stricker); ja es sollen Muskelfasern nachweisbar sein (Rouget, S. Mayer). Sauerstoffgehalt des Blutes soll die Kapillaren verengern, Kohlensäure sie erweitern (Severini). S. auch unten S. 519.

Sowohl rote als farblose Blutkörper können unter abnormen Verhältnissen die Gefäße ohne Zerreißung der Wand verlassen („Diapedesis"). Der Austritt der roten geschieht bei Stauungen des Venenabflusses, wobei durch den hohen Druck zunächst das Plasma hinausgepreßt wird, dann die Blutkörper bis zur Unkenntlichkeit ihrer Konturen zusammengedrückt und endlich wie eine flüssige Masse ausgepreßt werden, worauf sie wieder ihre ursprüngliche Form annehmen (Cohnheim). — Farblose Blutkörper, allein oder mit wenigen roten, verlassen die Gefäße bei der Entzündung. Nachdem auf noch unbekannte Weise durch den Entzündungsreiz eine Erweiterung der feineren Arterien und Venen zustande gekommen ist, und der Strom in ihnen sich bedeutend verlangsamt hat, bildet sich in letzterem eine Sonderung der farblosen Elemente, welche unmittelbar an der Gefäßwand langsam dahinziehen und zuletzt ganz stillstehen, während die roten in der Axe des Gefäßes weiterfließen. In den Venen und Kapillaren sieht man jetzt die farblosen Körper unter amöboiden Bewegungen die Ge-

fäßwand durchsetzen, worauf sie außen als „Eiterkörper“ erscheinen (Cohnheim). Der Austritt scheint durch aktive amöboide Bewegungen (Cohnheim) und zwar durch die Epithelfugen zu erfolgen, durch welche die Körper zunächst in das lymphatische Saftkanälchensystem gelangen (Arnold u. A.).

e. Die zeitlichen Verhältnisse des Kreislaufs.

1) Die Umlaufsdauer.

Injiziert man eine leicht nachweisbare Substanz in das zentrale Ende einer Vene, so kann sie in einer Blutprobe aus dem peripherischen Ende derselben Vene (oder der gleichnamigen der anderen Seite) erst dann erscheinen, wenn sie das rechte Herz, die Lungenkapillaren, das linke Herz und das Kapillargebiet der Versuchsvene, also den ganzen Kreislauf passiert hat; die Umlaufsdauer ist also gleich dem Zeitraum von der Injektion bis zur Entnahme der ersten Blutprobe, in welcher die Substanz nachweisbar ist; die Proben müssen rasch hinter einander in bekannten Intervallen entnommen und nachher untersucht werden. Nach dieser Methode fand Ed. Hering 1829, daß der Kreislauf (durch die Kopfgefäße) beim Hunde 15,2 sek beansprucht; allgemeiner (Vierordt) die Zeit von 27 Herzschlägen, was für den Menschen $22^1/_2$ sek heißen würde; andere Bestimmungen weichen hiervon bedeutend ab (vgl. übrigens auch unten S. 516). Von der Pulsfrequenz ist die Umlaufszeit in hohem Grade unabhängig (Hering).

Zur Injektion benutzt man Ferrozyankalium, besser (Hermann) das ungiftige Ferrozyannatrium. Die Blutproben werden auf einer rotierenden Scheibe, welche mit Näpfchen besetzt ist (Hering), oder auf einem vor der Vene vorüberziehenden Papier (Hermann) aufgefangen und mit Eisenchlorid untersucht. Ob statt der Kopfgefäße die Fußgefäße verwendet werden, hat wenig Einfluß, weil in den Gefäßstämmen die Geschwindigkeit am größten ist, ihre Längendifferenzen also wenig in Betracht kommen. Statt der Salzlösung kann man (bei Säugern) auch Taubenblut injizieren und die Blutproben auf elliptische Blutkörper untersuchen (Smith). Eine andere Methode (Stewart) besteht in der Injektion einer Salzlösung, welche bei ihrer Ankunft an einer entfernten Gefäßstelle deren galvanischen Leitungswiderstand herabsetzt; auf diese Weise kann man auch die Uebertragungszeit zwischen beliebigen Gefäßstellen bestimmen.

2) Die strömenden Volumina und die Herzarbeit.

Da in der Zeit eines Blutumlaufs die ganze Blutmenge durch jeden Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems — und ebenso, wenn auch diskontinuierlich, durch das Herz — gehen muß, so besteht die einfache Beziehung $V = B/T$, wenn B das Volum der Blutmasse, T die Umlaufszeit in Sekunden, und V das p. sek durch den Querschnitt gehende Volum, oder das Sekundenvolum des Kreislaufs (S. 501) bedeutet. Die systolische

Ausgabe der Herzkammer oder das Schlagvolum D (débit systolique) ergibt sich aus dem Sekundenvolum durch Division mit der Pulszahl p. sek; so wäre bei 72 Pulsen p. min $D = 60/72\ V$.

Die Bestimmung von V und D auf diesem Wege ist jedoch höchst ungenau, weil weder B noch T hinreichend genau bekannt ist; namentlich wird T auf dem oben angegebenen Wege, wie schon bemerkt, zu klein gefunden, so daß man zu hohe Werte für V und D erhält. Derselbe Fehler wird gemacht, wenn man D direkt berechnen will, indem man die Blutmenge durch die auf einen Umlauf fallende Pulszahl (etwa 27) dividiert.

Besser erhält man das Sekundenvolum V bei Tieren direkt (Volkmann) durch Bestimmung der Geschwindigkeit in einem ungeteilten Gefäßquerschnitt, also in der Aorta (Methoden s. S. 514 f.). Eine Berechnung ist ferner auf folgendem Wege möglich (Zuntz): Wenn ein Tier p. sek s cm³ Sauerstoff verzehrt (Kap. IX), und das arterielle Blut um d Prozent mehr Sauerstoff enthält als das venöse, so müssen 100 s/d cm³ Blut p. sek die Lungen passieren, welche Größe das Sekundenvolum V darstellt. Auch hat man das Schlagvolum D aus der systolischen Volumabnahme des Herzens plethysmographisch zu bestimmen gesucht, wobei zu berücksichtigen ist, daß beide Ventrikel zusammen die Menge 2 D entleeren (Roy & Adami).

Die Ausmessung des Schlagvolums durch Füllung der Herzkammer an der Leiche ist unzulässig, schon weil die Starre die Kapazität vermindert, und weil es unsicher ist, ob die Kammer sich bei der Systole völlig entleert. Letzteres wird zwar vielfach angenommen: für unvollständige Entleerung (die zurückbleibende Blutmenge wird als Residualblut bezeichnet) wird dagegen geltend gemacht, daß Veränderungen des Arteriendrucks nur das diastolische Herzvolum, aber nicht das Schlagvolum beeinflussen: also müsse ersteres größer als letzteres, d. h. die Entleerung unvollständig sein (Roy & Adami, Johansson & Tigerstedt). Beim Froschherzen soll übrigens das Schlagvolum mit zunehmendem Blutdruck abnehmen (Dreser).

Die Ergebnisse der angeführten Bestimmungen sind äußerst verschieden. Die ältesten Bestimmungen ergaben für das Gewicht des Schlagvolums $^1/_{400}$, spätere $^1/_{700}$, die neuesten nur $^1/_{1000}$—$^1/_{1500}$ des Körpergewichts; dem würde entsprechen: 175 g (Volkmann), 100 g (Howell & Donaldson), 75—50 g (Hoorweg, Tigerstedt, Zuntz). Die letztere Schätzung machte schon Th. Young im Anfang des vorigen Jahrhunderts. Am Froschherzen beträgt das Schlagvolum etwas über 0,1 cm³ (Jacobj).

Auf das Schlagvolum hat der venöse Zufluß zum Herzen entscheidenden Einfluß (Howell & Donaldson, Roy & Adami). Mit Aufhebung des venösen Drucks wird es Null, woraus man geschlossen hat, daß das Herz kein Blut ansaugt (Donaldson). Der arterielle Druck ist, wie schon bemerkt, ohne großen Einfluß auf das Schlagvolum; dagegen steigt das Sekundenvolum mit dem Druck, und sogar schneller als dieser (Hürthle).

Wenn das Schlagvolum cet. par. dem Tiergewicht proportional ist, so erklärt sich einfach, warum größere Tiere langsameren Puls haben müssen (S. 501); das Schlagvolum steht in kubischem, der Arterienquerschnitt in quadratischem Verhältnis zur Längendimension; die Entleerung der Kammer muß also beim größeren Tiere länger dauern (Hermann).

Die von jedem Ventrikel geleistete Arbeit ist das Produkt aus dem Gewichte des Schlagvolums mit der Hubhöhe, für welche hier die Höhe einer dem Drucke entsprechenden Blutsäule (3 m für den linken, 1 m für den rechten Ventrikel) zu setzen ist. Bei 70 g Ausgabe ergibt sich so für die Systole beider Kammern zusammen 0,28 kg-m, also pro Tag etwa 29000 kg-m = $^1/_{223}$ Pferdekraft.

Da das Herz etwa 300 g wiegt, so würde es in 1 Stunde sein eigenes Gewicht um mehr als 4000 m heben können. — Die ganze Herzarbeit wird zur Ueberwindung der Kreislaufswiderstände verbraucht, d. h. durch Reibung in Wärme verwandelt. Aus obigen Angaben berechnet sich hieraus eine tägliche Wärmemenge von über 68 Kalorien, d. h. etwa $^1/_{40}$ der gesamten Wärmeproduktion. — Bei Muskelanstrengung kann die Herzarbeit fast auf das Doppelte gesteigert sein (Zuntz & Hagemann).

3) Die Stromgeschwindigkeit in einzelnen Gefäßen.

In den Kapillaren läßt sich die Geschwindigkeit der Blutkörper an den S. 510 angeführten Objekten unter dem Mikroskop messen, am Menschen direkt mittels der S. 428 erwähnten entoptischen Erscheinung.

In den Arterien (in Venen ist die Geschwindigkeit zu unregelmäßig, S. 510) kann man die Längengeschwindigkeit messen: 1. Mit dem Strompendel: ein in das Gefäß eingefügtes Glasgefäß enthält ein vertikales Pendelchen, welches durch den Blutstrom um so stärker abgelenkt wird, je schneller derselbe ist. Der Ablenkungswinkel wird entweder von außen abgelesen, das Pendel muß dazu an der Glaswand streifen (Vierordt's Tachometer), oder es ist steif und nach außen zu einem Zeichenhebel verlängert, so daß die Ablenkung in Ordinaten einer Kurve dargestellt wird (Dromograph von Chauveau & Lortet). Die Ablenkungen, also die Kurvenordinaten, sind innerhalb eines gewissen Bereichs den Geschwindigkeiten proportional; die „tachographische" Kurve zeigt Veränderungen der Geschwindigkeit an; bei gleichmäßigem Strome ist sie gradlinig. 2. Man kann in eine Arterie eine leicht nachweisbare Substanz injizieren, und wie bei der Messung der ganzen Umlaufszeit (S. 512) die Zeit bestimmen, in welcher eine bestimmte Arterienstrecke durchlaufen wird.

Andere Verfahren messen die Volumgeschwindigkeit, aus welcher stets die Längengeschwindigkeit durch Division mit dem Gefäßquerschnitt zu entnehmen ist (**44**). Man erhält die erstere 1. durch das Ausflußverfahren: man mißt die aus der durchschnittenen Arterie in der Zeiteinheit ausfließende Blutmenge, während man die Spannung durch Regulierung der Oeffnungsgröße unverändert erhält (Vierordt); der freie Ausfluß ist viel kleiner, als dem Drucke und dem Querschnitt entspricht, weil sich die Oeffnung zusammenzieht (J. R. Ewald). Eine zweckmäßige Modifikation besteht darin, das Blut nicht frei, sondern in einen dünnen Kautschukbeutel abfließen zu lassen, aus welchem man es in die Gefäße zurückdrücken kann (Ludwig). Noch besser ist es, den Kautschukbeutel in ein Gefäß mit Salzwasser zu stecken, welches mit dem peripheri-

schen Arterienende kommuniziert: das ausfließende Blut muß jetzt Salzlösung in letzteres verdrängen, der Ausfluß geschieht also unter normalem Widerstand (Solera, & Capparelli). 2. Die Pitot'schen Röhrchen (Marey) sind zwei enge manometrische Röhren, welche dicht nebeneinander in die Arterie eintauchen und in deren Lumen rechtwinklig nach entgegengesetzten Seiten abbiegen. Sie geben die Drücke an den beiden Stellen an, welche ihren inneren Mündungen entsprechen, und die gefundene Druckdifferenz ist sowohl dem Widerstand als auch der Volumgeschwindigkeit proportional.*) 3. Die Stromuhr von Ludwig (Fig. 207) besteht aus zwei mit einander oben kommunizierenden bauchigen Glasschenkeln A, B, von bekanntem Volum, von denen der eine mit Oel, der andere mit Blut gefüllt ist; der Oelschenkel A ist mit dem zentralen, der Blutschenkel B mit dem peripherischen Ende p der Arterie in Verbindung. Ist nun das Oel aus A in B verdrängt während B sein Blut an die Arterie abgegeben hat, so wird durch eine Drehung des Oberteils um 180° (um die Axe d) der nunmehrige Oelschenkel B mit dem zentralen und A mit dem peripherischen Arterienende verbunden, so daß das Spiel sich immer wiederholen kann. In den Stromuhren von Tigerstedt und von Hürthle treibt das Blut, ebenfalls mittels eines Stromwenders, einen leichten Kolben in einer kalibrierten Röhre hin und her.) Man beobachtet, wie viel Wechsel in gegebener Zeit erfolgen, woraus sich ergibt, welche Zeit das Einströmen des Blutvolums A erfordert. Bei dem Hürthleschen Apparat kann die Kolbenbewegung graphisch registriert werden. Durch Einschaltung der Stromuhr zwischen Aorta und einer Hohlvene kann man das Sekundenvolum des Kreislaufs (S. 513) direkt ermitteln (Smith, Stolnikow u. A.).

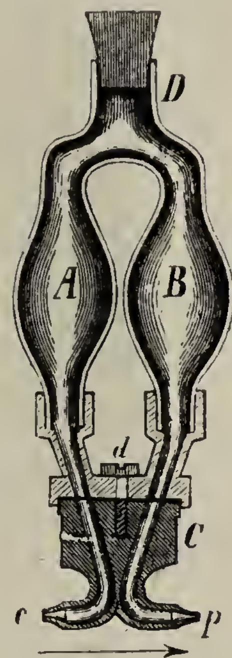


Fig. 207.

Die mittlere Volumgeschwindigkeit muß für alle Gesamtquerschnitte (S. 503) des Gefäßsystems dieselbe sein (48), die Längengeschwindigkeit also in den Gefäßstämmen des Herzens am größten, in den Kapillaren am kleinsten. In den Kapillaren beträgt sie allgemein nur 0,5—0,8 mm p. sek. in der Aorta des Hundes dagegen 200—750 mm; für Arterien des Menschen existieren keine Bestimmungen. Die arterielle Geschwindigkeit wächst mit Pulsfrequenz und Blutdruck, und ändert sich wie der Dromograph zeigt, periodisch mit dem Pulse (S. 505), zweifellos auch mit den Atmungsschwankungen (S. 508). Bei größeren Tieren ist sie größer als bei kleineren.

Von Angaben für Kapillaren sei noch angeführt: Schwimmhaut des Frosches 0,56 mm (E. H. Weber), Mesenterium des Hundes 0,8 (Volkmann), menschliche Netzhaut 0,51—0,52 (Vierordt). — In nicht zu engen Kapillaren ist die ungleiche Geschwindigkeit der konzentrischen Schichten (**43**) an den Blutkörpern bemerklich, in-

*) Vgl. **47**, und die dort schon herangezogene Elektrizitätsformel $wJ = p$ (**109**); wird letztere auf Flüssigkeitsströmungen angewandt, so bedeutet p die Druckdifferenz an beiden Enden einer Gefäßstrecke, w deren Widerstand, und J das in der Zeiteinheit hindurchströmende Volum.

dem die der Wand nahen langsamer sich fortbewegen, als die axialen. Wegen der ungleichen Geschwindigkeiten kann auch die S. 512 erwähnte HERING'sche Methode zur Bestimmung der Umlaufsdauer nur die Maximalgeschwindigkeit (in den Axenschichten) angeben, die mittlere Umlaufsdauer ist also weit größer als die gefundene (v. KRIES).

f. Die Wirkung der Schwere auf den Kreislauf.

Beim Stehen muß aus hydrostatischen Gründen zwischen den Gefäßen des Scheitels und der Fußsohlen ein Druckunterschied von etwa 1,75 m H_2O oder 129 mm Hg bestehen. Dieser Druck müßte die Gefäße des Fußes stark ausdehnen, wenn nicht große Resistenz der Gefäßwände und der sie einschließenden Gewebe, oder auch Kontraktion der ersteren, es verhinderte. Der hydrostatische Druckanteil zeigt sich u. A. daran, daß die erhobene Hand fast leichenblaß, die gesenkte sehr rot wird (vgl. auch S. 511). Er ist übrigens ohne Einfluß auf die Strömung des Blutes, da er in den Arterien und Venen gleich ist. Ueber das Verhalten des Gehirns s. S. 318 f.

Veränderungen der Körperstellung ändern nicht bloß die Blutverteilung, sondern haben durch die veränderten Dehnungszustände der Gefäße auch nervöse Rückwirkungen auf das Herz und den Gefäßtonus; über den Einfluß auf die Pulsfrequenz s. S. 500; der arterielle Druck ist im Sitzen meist höher als im Stehen, am höchsten im Liegen (MAREY). Bei Tieren, welche auf einem drehbaren Brett befestigt sind, ist in beiden Vertikalstellungen der Blutdruck kleiner als in Horizontallage (HERMANN mit BLUMBERG und WAGNER). Bei feststehendem Manometer muß bei diesen Versuchen die Drehaxe so zum Körper liegen, daß die Drehungen nicht an sich Veränderungen des Manometerstandes bewirken, d. h. sie muß durch den „hydrostatischen Indifferenzpunkt“ gehen (HERMANN).

B. Die Kontraktilität und Innervation der Gefäße.

Zahlreiche Tatsachen, wie die Schamröte, die Wirkungen lokaler Abkühlung und Erwärmung, die Erektion, deuten auf eine vom Herzen unabhängige Veränderlichkeit der Gefäßweite und auf eine Einwirkung des Nervensystems. Die erstere beruht bei den Arterien auf den zirkulären glatten Muskelfasern ihrer mittleren Wandschicht. Kontraktion dieser Muskeln verengt die Arterie und vermindert den Blutzufluß zu ihrem Kapillarbezirk, macht daher Blässe, Kühle, Schrumpfung; Erschlaffung wirkt umgekehrt. Die Kontraktion der Arterien kann Blutungen Einhalt tun, und erklärt die Blutleere der Arterien in der Leiche.

Direkte Beobachtung der Gefäßweite ist nur an durchsichtigen oder durchscheinenden Gebilden möglich, so an Schleimhaut, Zunge, Gekröse des Frosches, Flughaut der Fledermaus, Ohrmuschel des Kaninchens; über Netzhautgefäße s. S. 454. Indirekt zeigt sich Veränderung der Gefäßweite an der Farbe der Haut (am Menschen) und der Schleimhäute, an der Ausflußgeschwindigkeit geöffneter Venen, vor allem aber an der Temperatur der untersuchten Teile.

Ein anderes Beobachtungsmittel liegt in der Volumänderung von Gliedmaßen und Organen. Man registriert dieselbe durch Einschließen in ein mit Wasser gefülltes starres Gefäß, welches mit einem Volumschreiber kommuniziert (Plethysmograph von Fick und Mosso). Wird ein Arm, Finger, Unterschenkel in den Plethysmographen gesteckt, so muß durch eine Gummimanschette ein wasserdichtes Anschließen um das Glied hergestellt werden. Drüsige Organe (Milz, Niere) kann man ebenfalls, mit Schonung der Gefäß- und Nervenstämme, in eine geeignete plethysmographische Kapsel einschließen, die man mit warmem Oel füllt; innen wird der Oelraum von einer feinen Membran begrenzt, in welche man das Organ gleichsam einstülpt (Onkograph von Roy). Für das Gehirn bildet der Schädel, wenn man sein Lumen mit einem Volumschreiber kommunizieren läßt, einen natürlichen Plethysmographen (S. 320).

Die Volumkurve eines Gliedes zeigt alle Veränderungen des Blutgehaltes summarisch an, und sagt nichts darüber aus, ob dieselben von Arterien, Venen oder Kapillaren herrühren. Es zeigen sich folgende Erscheinungen: 1) kardiale Oszillationen, vom Arterienpulse herrührend, und den Sphygmographenkurven (S. 507) sehr ähnlich; 2) respiratorische Oszillationen, größtenteils von den Venen herrührend, daher Volumabnahme bei der Inspiration; selten, z. B. am Hundebein (Wertheimer), überwiegt die entgegengesetzte Wirkung der Arterien; 3) unregelmäßige Oszillationen, hauptsächlich von Muskelbewegungen herrührend, welche Venenblut austreiben (S. 509 f.). Andere Volumschwankungen rühren von den unten besprochenen Zuständen des Gefäßtonus her (Traube-Hering'sche Schwankungen, S. 520, u. dgl.).

Läßt man durch den Plethysmographen statt der Wasserfüllung Leuchtgas zu einer manometrischen Flamme (**65**) strömen, und photographiert deren Schwingungen, so erhält man eine tachographische Kurve (vgl. S. 514), welche wesentlich die Veränderungen der arteriellen Stromgeschwindigkeit darstellt (v. Kries).

1) Arterienverengernde Nerven (Vasomotoren).

Fast an allen Körperteilen sind Nervenfasern nachgewiesen, deren Reizung die Gefäße verengt; man nennt sie vasomotorische oder konstriktorische Fasern. Durchschneidung dieser Fasern macht Gefäßerweiterung, ein Zeichen, daß die vasomotorischen Fasern eine zentrale tonische Erregung, die Arterien einen Tonus besitzen.

Bei Reizung der Vasomotoren zeigt sich eine Latenzzeit von 1—1,5 sek, welche durch Abkühlung bis 8 sek steigen kann.

Ueber den peripherischen Verlauf der vasomotorischen Fasern ist Folgendes festgestellt:

1) Kopf. Sie entspringen im unteren Teil des Halsmarks, und verlaufen im Halssympathikus (Bernard); am Kopf treten sie in die Bahnen verschiedener Hirnnerven, besonders des Trigeminus, über. Bei manchen Tieren führt auch der Auricularis cervicalis direkt Gefäßnerven zum Ohr (Schiff). Ueber Hirngefäßnerven s. S. 319.

2) Brusteingeweide. Sie entspringen vom Hals- und oberen Dorsalmark und gehen durch das 1. Brustganglion (Brown-Séquard u. A.):

daß ein Teil auch im Halssympathikus verläuft (Bokay), wird bestritten (François-Franck). Der Vagus enthält keine Gefäßnerven für die Lunge (O. Frey u. A.), dagegen solche für die Herzgefäße (S. 493); die der Lunge kommen vom Rückenmark durch den Brustsympathikus (Fick & Badoud u. A.).

3) Baucheingeweide. Sie entspringen vom Brustmark und verlaufen im Splanchnikus, welcher durch die große Kapazität des Bauchgefäßbezirks der einflußreichste Gefäßnerv ist (v. Bezold, Cyon & Ludwig); vom Splanchnikus treten sie durch die abdominalen Ganglien in den Plexus coeliacus, lienalis, mesentericus, renalis etc. über.

Durchschneidung der Splanchnici bewirkt daher ungemeines Sinken des Blutdrucks, Reizung starke Erhöhung (Ludwig); letztere kann über $^1/_3$ der ganzen Blutmasse aus den Bauchgefäßen verdrängen (Mall).

4) Extremitäten. Sie entspringen aus dem Rückenmark, im allgemeinen nicht zusammen mit den sonstigen Nerven der betr. Extremitäten; erst durch Vermittlung des Sympathikus gehen sie in die vorderen Spinalwurzeln oder den peripheren Verlauf der Extremitätennerven über, jedoch führen die Wurzeln auch eine Anzahl direkter Fasern (Schiff, Bernard, Pflüger, Cyon u. A.). An der hinteren Extremität verlaufen die Vasomotoren für die Innenfläche des Oberschenkels hauptsächlich im Kruralis, die übrigen im Ischiadikus; die distalen Teile sind reichlicher mit Gefäßnerven versehen (Lewaschew).

2) Arterienerweiternde Nerven (Vasodilatatoren).

Die Annahme erweiternder Nerven wurde zuerst durch Vorgänge wie die Erektion des Penis und des Hahnenkamms erforderlich, welche anscheinend nicht als bloße Abnahme tonischer Kontraktion aus zentralen Ursachen erklärt werden konnten. Ihre Wirkung ist immer noch unverständlich, da erweiternde Muskeln an den Gefäßen nicht nachweisbar sind. Bis auf Weiteres muß man daher die dilatierenden Nerven als eine Art Hemmungsnerven für die Gefäßkontraktion betrachten und etwa den Vagusfasern des Herzens an die Seite stellen. Ihre Durchschneidung bewirkt keine Verengerung, sie sind also nicht tonisch erregt.

An folgenden Körperteilen sind dilatierende Fasern nachgewiesen (Methoden s. oben): Kopf: für die Submaxillardrüse und den vorderen Zungenabschnitt Chorda tympani (Bernard), Parotis und hinterer Zungenteil Glossopharyngeus (Vulpian), Konjunktiva, Lippen- und Wangenschleimhaut Trigeminus (Vulpian), beim Hunde auch Halssympathikus

(Dastre & Morat). Extremitäten: die Fasern laufen zusammen mit den verengernden in den gewöhnlichen Nerven. Eingeweide: Herzgefäße Vagus (Langendorff & Maass), Arterien und Schwellkörper des Penis Nervi erigentes (Eckhard, Lovén).

An den Extremitäten sind die erweiternden Fasern schwer von den verengernden experimentell zu trennen, weil beiderlei Fasern in gleicher Bahn verlaufen; Reizung des Ischiadikus wirkt auf die Hautgefäße der Pfote je nach Umständen verengernd oder erweiternd (Goltz); bei schwachen rythmischen Reizen, sowie einige Tage nach Durchschneidung des Nerven, ist die Erweiterung begünstigt (Heidenhain, Luchsinger, Bowditch), die Erweiterungsnerven scheinen also erregbarer zu sein und langsamer zu degenerieren. Bei Neugeborenen sind sie wenig erregbar (Albertoni). Bei verengten Hautgefäßen (in der Kälte) macht die Reizung Erweiterung, bei erweiterten (in der Wärme) Verengerung (Lépine, Bernstein).

Die Gefäßerweiterung im Muskel bei zentral innervierten Kontraktionen (S. 150) tritt auch am kurarisierten Tiere ein, beruht also nicht auf der Kontraktion selbst, sondern auf der Miterregung gefäßerweiternder Fasern im motorischen Nervenstamm; auch gefäßverengernde Fasern sind in motorischen Nerven nachgewiesen (Ludwig mit Hafiz, Gaskell u. A.).

Ueber sog. pseudomotorische Wirkungen gefäßerweiternder Nerven, welche wahrscheinlich auf rascher Lymphbildung beruhen, s. S. 235. Die Angabe, daß die Dilatatoren nicht die Arterien, sondern die Kapillaren erweitern (Siawcillo), ist vorläufig vereinzelt.

Der Verlauf der gefäßerweiternden Fasern ist im allgemeinen der gleiche, wie der der verengernden; der Austritt aus dem Rückenmark erfolgt durch die vorderen Wurzeln (Vulpian, Gaskell), nach Anderen (Stricker, Morat) durch die hinteren (S. 259).

3) Nerven der Venen und der Kapillaren.

Ueber Innervation der Venen weiß man noch wenig. Nach Unterbindung der zuführenden Arterien beobachtet man Verengerung der Pfortader auf Reizung des Splanchnikus (Mall); ferner werden angegeben: ungleichmäßige Venenverengerungen am Schenkel auf Reizung des Ischiadikus (W. H. Thompson) und Erweiterung der Zungenvenen auf Reizung des Lingualis (Durdufi). — Ueber Innervation der Kapillaren, deren Kontraktilität lange angezweifelt wurde (S. 511), sind nur wenige Beobachtungen bekannt (Steinach & Kahn).

4) Gefäßzentra und deren Erregung.

Das Gefäßzentrum im Kopfmark.

Nach Zerstörung des Kopfmarks oder Durchschneidung des Halsmarks verlieren sämtliche Gefäße ihren Tonus, der arterielle Blutdruck sinkt fast auf Null und das anämische Herz arbeitet fruchtlos. Reizung der genannten Bezirke verengt dagegen alle Körpergefäße,

der arterielle Blutdruck steigt mächtig und das Herz schwillt an (Ludwig & Thiry). Im Kopfmark liegt also ein allgemeines gefäßverengerndes Zentrum (Gefäßzentrum), welches tonisch erregt ist.

Diese tonische Erregung ist von mannigfachen Umständen abhängig; tonuserhöhende (infolgedessen blutdruckerhöhende) Einwirkungen nennt man pressorisch, vermindernde depressorisch. Stark pressorisch wirkt die Dyspnoe und Erstickung, ebenso die Einatmung stark kohlensäurehaltiger Luft, sowie lokale Hirndyspnoe durch Verschluß der Hirnarterien, alles Einwirkungen, welche auch die übrigen Zentra des Kopfmarks erregen (S. 290). Die Erregung des Gefäßzentrums nimmt sogar, wenn sie stark ist, einen dem respiratorischen synchronischen Rythmus an (Traube-Hering'sche Blutdruckschwankungen), auf welchen von Einigen die respiratorischen Blutdruckschwankungen zurückgeführt werden (vgl. S. 509). Außerdem gibt es langsame spontane Schwankungen des Gefäßtonus (S. Mayer u. A.).

Als pressorische und depressorische Nerven bezeichnet man Nerven, welche reflektorisch, sei es durch Erregung resp. Hemmung des Gefäßzentrums, sei es durch Beeinflussung eines Erweiterungszentrums, den Blutdruck ändern. Der zuerst entdeckte depressorische Nerv ist ein Vagusast, welcher vom Herzen kommt (nach Köster & Tschermak vom Aortenbogen) und als Nerv. depressor bezeichnet wurde (Ludwig & Cyon); der Vagus wirkt im übrigen wie andere sensible Nerven. Die meisten sensiblen Nerven enthalten pressorische und depressorische Fasern, und der Reizeffekt kann durch Temperatur und andere Umstände verändert werden (Hunt). Schmerzhafte Reizung von Nerven (auch sympathischen, z. B. Splanchnikus), Haut, Schleimhäuten, inneren Organen erhöht den Blutdruck (Lovén u. A.), wirkt aber trotzdem erweiternd auf die Gefäße der Haut und der Muskeln (Heidenhain) und des Gehirns (Wertheimer); vermutlich verengern sich also hauptsächlich die Gefäße der Eingeweide, was auch direkt nachweisbar ist (Wertheimer). Depressorreizung vermindert dagegen den Blutdruck auch dann, wenn die Splanchnici ausgeschaltet sind (Porter & Beyer).

Der Ausdruck pressorisch und depressorisch bezeichnet also nur den resultierenden Effekt der lokalen Verengerungs- und Erweiterungsreflexe. Elektrische Hautreizung macht lokal, wenn sie schwach ist, Erweiterung, wenn stark, Verengerung der Gefäße (Sewall & Sanford). Mechanische Reizung der Scheiden- und Mastdarmschleimhaut wirkt beim Hunde depressorisch (Belfield); ebenso mechanische Reizung bloßgelegter Muskeln (Kleen). Bemerkt sei hier, daß auch die Innenwand der Gefäße, besonders der Arterien, empfindlich ist und Reflexe auslösen kann.

Die psychischen Einwirkungen auf die Gefäße (Schamröte, Erektion etc.) müssen auf Verbindungen der Großhirnrinde mit dem Gefäßzentrum des Kopfmarks zurückgeführt werden. In der Tat sind Gefäßwirkungen von der Hirnrinde (S. 301), den Pedunculi und der Brücke beobachtet.

Spinale Gefäßzentra.

Der nach Durchschneidung des Rückenmarks verschwindende Tonus der Arterien unterhalb des Schnittniveaus stellt sich nach einiger Zeit wieder her, um nach Zerstörung des unteren Markabschnittes von neuem zu verschwinden (Goltz, Vulpian). Die so nachgewiesenen spinalen Gefäßzentra sind offenbar nur die Ursprungszellen der eigentlichen Gefäßnerven, in deren Nähe die vom Gehirn kommenden Fasern enden. Diese Zellen können nicht allein selbständigen Tonus gewinnen, sondern sind auch reflektorischer (pressorischer und depressorischer), sowie dyspnoischer und thermischer Erregung fähig, aber weniger erregbar als das Zentrum im Kopfmark. Auch ihre selbständige Tätigkeit ist vielleicht Folge eines mit der Markverletzung verbundenen dyspnoischen Zustandes.

Da Zerstörung des Rückenmarks die pressorische Wirkung der zentralen Splanchnikusreizung nicht ganz beseitigt, wohl aber Durchschneidung des Grenzstrangs am 9. Brustwirbel, so wird auch den sympathischen Brustganglien reflektorische Gefäßinnervation zugeschrieben (Roschansky).

5) Direkte Reaktionen der Gefäße.

Kälte macht, auf Gefäße oder auf die Haut appliziert, Verengerung, Wärme Erweiterung der Arterien. Auch auf mechanischen Reiz verengern sich die Arterien, wodurch z. B. bei der Durchschneidung, die Blutung gemindert wird. Verminderter Innendruck veranlaßt nach der elastischen Verengerung eine reaktive Erweiterung, erhöhter Innendruck eine Verengerung, und zwar auch nach der Durchschneidung der Gefäßnerven (Bayliss).

Bei der Einwirkung der Wärme und Kälte auf die Haut mischen sich reflektorische Wirkungen in die direkte Gefäßwirkung ein, so daß z. B. die erste Wirkung der Kälte häufig Gefäßerweiterung ist (Hermann & Döhring, U. Mosso, Wertheimer & Delezenne). Elektrische Hautreizung wirkt fast nur reflektorisch (Sewall & Sanford), so daß ihre direkte Wirkung auf die Gefäße unbekannt ist.

Ferner kann sich auch nach der Durchschneidung der Gefäßnerven der Arterientonus wieder herstellen (Schiff, Paneth), ja es können noch dyspnoische Verengerungen sowie entzündliche Erweiterungen (S. 511) auftreten.

Die dyspnoische Verengerung zeigt sich sogar an ausgeschnittenen Organen (Ludwig & Mosso), wenn man sauerstofffreies Blut hindurchleitet, besonders bei Wieder-

erholung des erstickten Organes, wobei seine Erregbarkeit zunimmt, während der dyspnoische Reiz noch fortbesteht (Luchsinger, S. Mayer). Nach Anderen (Stefani) ist die lokale Wirkung dyspnoischen Blutes erweiternd.

Manche Gefäßgebiete endlich besitzen selbständige, vom Herzen unabhängige Pulsationen oder wenigstens langsame Kapazitätsschwankungen (Schiff), welche zum Teil ebenfalls von Gefäßnerven unabhängig sind, z. B. die Milz, die Ohrarterien des Kaninchens, die Schwimmhautgefäße des Frosches. Langsame selbständige Venenpulsation besitzt die Flughaut der Fledermaus, ebenfalls von zutretenden Nerven unabhängig (Luchsinger). Manche andere pulsierende Gebilde haben herzartig verdickte Muskulatur (Axillarherz der Chimaeren, Bulbus aortae der Amphibien und Fische, vgl. S. 483), und sind also als akzessorische Herzen zu betrachten.

Alle diese Erscheinungen deuten auf eine große funktionelle Selbständigkeit der Gefäßmuskulatur, welche vielfach zu der Annahme geführt hat, daß in der Nähe derselben ganglöse Zentra vorhanden seien. Seit man aber am Herzen, welches wesentlich nur als ein verstärkter Gefäßabschnitt zu betrachten ist, den Ganglienzellen die motorische Bedeutung abspricht, wird diese Annahme mehr und mehr verlassen, zumal anatomische Unterlagen für dieselbe fehlen.

6) Die allgemeinen Regulationsverhältnisse des Kreislaufs.

Zweifellos wirken die zahlreichen direkten und nervösen Einflüsse auf Herz und Gefäße dahin zusammen, eine zweckmäßige Höhe des Blutdrucks und der Blutversorgung der Organe unter allen Umständen zu sichern. Der Zusammenhang ist allerdings vorläufig nur sehr unvollkommen zu übersehen.

So kann man z. B. verstehen, daß bei erhöhtem Blutdruck, welcher das Herz zur Anschwellung bringt, dasselbe sich mittels des Depressors Abhilfe schafft; umgekehrt bewirkt erhöhter Blutdruck durch Vagusreflex Pulsverlangsamung, also ebenfalls Abhilfe (Bernstein). Der erhöhte Blutbedarf der Muskeln bei Anstrengung wird nicht allein durch die Erweiterung ihrer Arterien, sondern auch durch erhöhte Herztätigkeit und erhöhten Blutdruck befriedigt. Der Blutdruck kann durch angestrengtes Laufen um 20—100 mm Hg gesteigert werden (Tangl & Zuntz).

Außer den nervösen scheinen nach neueren, noch nicht abgeschlossenen Erfahrungen auch chemische Einflüsse bei der Regulierung des Kreislaufes eine große Rolle zu spielen. Man hat nämlich gefunden, daß die Extrakte vieler Organe, besonders der Nebennieren, einen mächtigen Einfluß auf den Blutdruck ausüben. Die Nebennieren produzieren eine Substanz, welche nicht allein bei Injektion in die Gefäße den Blutdruck enorm erhöht (Oliver & Schäfer u. A.), sondern auch be-

ständig in den Kreislauf gelangt und den Blutdruck hoch hält (Strehl & Weiss), so daß ihre Beseitigung, besonders durch Exstirpation der Nebennieren, oder Absperrung ihrer Venen, starke Drucksenkung hervorbringt.

Die wirksame Substanz der Nebennieren ist schon in äußerst kleinen Dosen (24.10^{-8} g p. Kilo Tier, Moore & Purinton, sogar 83.10^{-9} g, Hunt) von deutlichem Einfluß; sie scheint sowohl auf das Gefäßzentrum als auch direkt auf die Gefäßmuskeln reizend zu wirken; zugleich wird auch das Vaguszentrum stark erregt (langsame Pulse). Daß zugleich eine drucksenkende Substanz produziert werde (Hunt), wird bestritten. Auch die Nieren sollen eine in den Kreislauf übergehende drucksteigernde Substanz bilden (Tigerstedt & Bergmann), ebenso die als Nebenorgane des Sympathikus bezeichneten embryonalen Bildungen (Biedl & Wiesel). Dagegen liefern die sympathischen Ganglien (Cleghorn) und die Nervensubstanz überhaupt (Gehirn etc.) (Osborne & Vincent) Extrakte, deren Injektion drucksenkend wirkt, hauptsächlich durch peripherische Wirkung. Angaben über Extrakte der Hypophyse werden hier als zu streitig übergangen. Zu den drucksenkenden Produkten des Körpers gehören auch gewisse Verdauungsprodukte (Propepton, Thompson, Nolf).

Anhänge zur Kreislaufslehre.

1. Blutversorgung der Organe. Das Kapillarnetz eines bestimmten Organs hat eine bei verschiedenen Tierarten ziemlich gleiche absolute Maschendichte (Hermann & Keilson). Setzt man die Durchflußgeschwindigkeit der 4. Potenz des Arteriendurchmessers proportional (**45**), so kann man den Quotienten: vierte Wurzel des Arteriendurchmessers, dividiert durch das Gewicht des Organs, als den Blutversorgungskoëffizienten desselben bezeichnen (Thomé); derselbe ist für die Niere am höchsten, für das Herz viel kleiner, noch kleiner für das Gehirn.

2. Die Verblutung. Tödliche Blutverluste treten besonders nach Verletzung großer Arterien ein. Dieselben bluten über 6 mal so stark als die entsprechenden Venen. Nie fließt die ganze Blutmasse aus; schon nach Verlust von $^1/_2$—$^2/_3$ derselben hört die Blutung meist durch Herzstillstand auf. Etwas verzögert wird der Ausfluß durch kontraktile Verengerung der Arterie (S. 521). Durch die mangelhafte Blutversorgung des Gehirns (S. 290) entstehen die Verblutungskrämpfe. — Nach nicht tödlichen Blutverlusten stellt sich zunächst der Blutdruck wieder her (S. 502): allmählich findet wirklicher Ersatz des verlorenen Blutes statt. Ueber Ersatz durch Transfusion s. S. 477.

3. Bleibende Veränderungen im Kreislauf. Nach Verschluß von Arterien sieht man häufig im peripherischen Abschnitte normalen Kreislauf durch Erweiterung anastomotischer Bahnen sich herstellen (sog. Kollateralkreislauf). Die bloße Druckerhöhung im oberen Abschnitt (Talma) reicht zur Erklärung nicht aus. In Gliedern, deren Nerven durchschnitten sind, stellt sich der Kollateralkreislauf weniger sicher her, woraus auf Beteiligung der Innervation zu schließen ist; dieselbe beruht möglicherweise auf dyspnoischen Reizzuständen des blutarmen Teils, welche zu reflektorischer Gefäßerweiterung führen (Stefani); auch läßt sich nachweisen, daß in anämischen Geweben der Widerstand gegen das Einströmen arteriellen Blutes aus den Arterien vermindert ist, so daß geringer Druck ausreicht (Bier). Auch morphologische Veränderungen sollen bei der Herstellung des Kollateralkreislaufs im Spiele sein (Nothnagel). — Ein gewissermaßen entgegengesetzter, noch weniger aufgeklärter Vorgang

ist der Verschluß des Foramen ovale, Ductus Botalli und der Umbilikalgefäße nach der Geburt, für welchen ebenfalls neben den morphologischen funktionelle Momente (Druckabnahme, kontraktile Verengerung) angeführt werden. Am Verschluß des Ductus Botalli ist eine Klappenbildung beteiligt (Zuntz, Strassmann). In den Nabelarterien sind polsterartige Vorsprünge vorgebildet, welche von longitudinalen Muskelfasern gebildet und von ringförmigen umgeben sind (Strawinsky, Bucura).

Neuntes Kapitel.
Die Atmung.

Geschichtliches. Aristoteles hielt die Abkühlung des Blutes durch die Luft, resp. das Wasser, für den Zweck der Atmung; die eingeatmete Luft sollte in das Herz eindringen und sich in den Arterien im ganzen Körper verbreiten (vgl. S. 478). Daß die Luft eine ähnliche Rolle spiele wie für die Unterhaltung der Flamme, erkannten zuerst Leonardo da Vinci und van Helmont; letzterer und Boyle erkannten (Mitte des 17. Jahrhunderts), daß die Luft durch die Atmung verdorben wird und der Erneuerung bedarf, Jac. Bernoulli, daß nur der Luftgehalt des Wassers die Fische erhält. Das Sauerstoffgas und seine Beziehung zur Verbrennung und zur Atmung entdeckte Mayow schon vor 1674, aber erst ein Jahrhundert später wurde diese Kenntnis durch Priestley und Lavoisier zum Gemeingut. Ersterer fand ferner, daß das schon 1665 von Fracassati bemerkte Hellrotwerden venösen Blutes an der Luft und in den Lungen (letzteres 1669 von Lower entdeckt) vom Sauerstoff herrührt, und daß die Pflanzen Sauerstoff exhalieren. Lavoisier wies nach, daß die von van Helmont entdeckte und von Black 1757 in der Exspirationsluft nachgewiesene Kohlensäure aus der Verbrennung tierischen Kohlenstoffs durch den eingeatmeten Sauerstoff entsteht, daß ein anderer Teil dieses Sauerstoffs zur Wasserbildung verwandt wird, und daß die tierische Wärme von diesem Verbrennungsprozesse herrührt. Im Irrtum war er nur insofern, als er denselben in die Lunge verlegte; dieser Irrtum wurde erst im vorigen Jahrhundert durch die Entdeckung und Untersuchung der Blutgase (zuerst 1838 durch G. Magnus, dann namentlich durch L. Meyer 1857) gründlich beseitigt, indem sich fand, daß der Sauerstoff in den Lungen zwar ins Blut übergeht, aber mit demselben die Lungen verläßt, die Kohlensäure aber mit dem venösen Blute den Lungen fertig zugeführt wird. Der Ort der Kohlensäurebildung und des Sauerstoffverbrauchs wurde erst durch G. Liebig, besonders aber 1872 durch Pflüger, in die Gewebe verlegt. Daß auch in den Geweben die Kohlensäurebildung nicht auf unmittelbarer Verbrennung mittels des in ihnen enthaltenen Sauerstoffs, sondern auf Spaltungsprozessen beruht, ist erst in den letzten Jahrzehnten, zuerst 1867 an den Muskeln, erwiesen worden.

Ueber die Mechanik der Atembewegung war man, obwohl Borelli schon 1680 die Atembewegung und die Passivität der Lungen sehr gut beschreibt, bis zu Haller noch vielfach im Unklaren, indem Viele behaupten, daß der Pleuraraum Luft enthalte, was Haller widerlegte. Die Lehre von der Innervation der Atmung beginnt erst mit Le Gallois, welcher 1812 zeigte, daß die Atmung vom Kopfmark aus unterhalten wird; 1842 bestimmte Flourens die Lage des Zentrums genauer. Auch die Beziehung des Vagus zur Atmung wurde von Le Gallois zuerst erkannt, und namentlich durch L. Traube (1847) und J. Rosenthal (1862) weiter aufgeklärt.

Wesen der Atmung.

Bei allen Tieren findet während des ganzen Lebens eine Aufnahme von Sauerstoff aus dem umgebenden Medium (Luft oder Wasser) und eine Abgabe von Kohlensäure an dasselbe statt. Dieser Prozeß, und überhaupt derjenige Teil des Stoffwechsels, welcher gasförmige Stoffe betrifft, heißt Atmung oder Respiration. Kein Tier kann die Atmung auf die Dauer entbehren; Unterbrechung derselben, z. B. Aufzehrung des ganzen Sauerstoffvorrates bei Einschließung in eine beschränkte Luft- resp. Wassermenge, bewirkt den Tod, welcher in diesem Falle Erstickung heißt. Kaltblütige Tiere verzehren einen gegebenen Sauerstoffvorrat viel langsamer als gleich große Warmblüter, und ersticken auch nach plötzlichen Unterbrechungen der Atmung viel später.

Die atmosphärische Luft ist eine Mischung von etwa $^1/_5$ (0,2096) Vol. Sauerstoff und $^4/_5$ (0,7904) Vol. Stickstoff (einschließlich etwa 0,009 Argon etc.), einer sehr geringen, schwankenden Menge (0,0003—0,0005 Vol.) Kohlensäure und einer ebenfalls schwankenden Menge Wasserdampf, welche für jede Temperatur ein Maximum hat. Diese Mischung steht unter einem Druck von 760 mm Hg (für Meereshöhe). — Das zur Atmung vieler Organismen dienende Wasser enthält außer etwas Stickstoff und Kohlensäure bei 15°C. und 760 mm Barometerstand höchstens $^1/_{160}$ (0,0062) seines Volums an Sauerstoff in Lösung. Die im Wasser lebenden Thiere haben dem entsprechend ein verhältnismäßig geringes Sauerstoffbedürfnis. Die Spannung des Sauerstoffs (37) ist jedoch dieselbe wie in der Luft. Daß nur die absorbierte Luft das Atmen unterhält, folgt daraus, daß Fische in ausgekochtem Wasser sofort, in luftdicht eingeschlossenem bald sterben.

Als eigentlicher Sitz des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäurebildung sind die Gewebe erkannt worden, das Blut aber als Vermittler ihres Gasaustausches mit dem äußeren Medium. Das Blut tritt mit diesem Medium in Verkehr, indem es ihm Sauerstoff entnimmt und Kohlensäure übergibt, wobei es selber arteriell wird, und andererseits mit den Geweben, indem es ihnen Kohlensäure entnimmt und Sauerstoff übergibt, und selber venös wird. Der erstere Verkehr, welcher an den dem Atmungsmedium exponierten Körperoberflächen, besonders aber in den Atmungsorganen geschieht, heißt äußere Atmung oder kurzweg Atmung; der letztere, welcher sich in allen Geweben vollzieht, innere Atmung.

I. Die chemischen Vorgänge bei der Atmung.

1. Die Blutgase.

Das Blut enthält beständig einen Vorrat an Gasen, deren Untersuchung (hauptsächlich durch G. Magnus, Lothar Meyer, Ludwig,

Pflüger und deren Schüler) erst das volle Verständnis des Atmungsprozesses ermöglicht hat.

Ueber die Methoden zur Gewinnung der Blutgase s. **36**; über Bestimmung ihrer Spannung im Blute **39**. Aus dort angegebenen Gründen ist es vorteilhaft, zwei Blutproben mit zwei Gasportionen zu schütteln, deren eine etwas höhere, deren andere etwas niedrigere Spannung besitzt als das zu untersuchende Blut, und aus beiden gefundenen Spannungen das Mittel zu nehmen („Aërotonometer". Pflüger & Strassburg).

1. *Sauerstoffgas* ist stets in großen Mengen im Blute, im arteriellen mehr als im venösen. Das Verhalten gasfreien Blutes gegen Sauerstoffgas zeigt, daß letzteres von Blut nicht bloß absorbiert, sondern zum größten Teil chemisch gebunden wird. Die Sauerstoffaufnahme ist nämlich (dem Gewichte nach) vom Drucke bis auf einen kleinen Teil ganz unabhängig, folgt also nicht dem Dalton'schen Gesetz. Bloßes Plasma oder Serum wirken nur absorbierend und zwar ebensoviel, wie der dem Dalton'schen Gesetze folgende Teil des vom Blute im ganzen aufgenommenen Sauerstoffs beträgt (L. Meyer). Man muß deshalb annehmen, daß der Sauerstoff von einer in den Blutkörpern enthaltenen Substanz locker chemisch gebunden, vom Wasser des Blutes aber nur absorbiert wird.

Als diese Substanz hat sich das Hämoglobin ergeben, dessen bezügliche Eigenschaften schon S. 466 ff. erörtert sind. Das Blut verhält sich gegen Sauerstoff chemisch und optisch wie eine gleich starke Hämoglobinlösung, jedoch findet die Sauerstoffaufnahme, wahrscheinlich wegen der großen Oberfläche der Blutkörper (S. 465), viel schneller statt. Ueber Menge und Spannung des Sauerstoffs im Blute s. unten.

Der Sauerstoff des Blutes wird an oxydierbare Substanzen so leicht abgegeben, daß man vermutet hat, er besitze die Form des aktiven Sauerstoffs oder Ozons O_3. Hierfür werden folgende Eigenschaften des Blutes angeführt: 1. Das Blut, die Blutkörper und das Hämoglobin sind sog. „Ozonüberträger", d. h. sie vermögen das Ozon von ozonhaltigen Körpern (längere Zeit aufbewahrtes Terpentinöl) auf leicht oxydierbare Substanzen (Ozonreagentien, z. B. Guajaktinktur, welche sich durch Oxydation bläut) augenblicklich zu übertragen (Schoenbein, His); hiefür ist es gleichgültig, ob das Blut oder Hämoglobin sauerstoffhaltig ist oder nicht (z. B. mit CO gesättigt). 2. Blut und Hämoglobin können selbst Sauerstoff ozonisieren, also bei Gegenwart von Luft die Guajaktinktur bläuen (A. Schmidt); enthält das Blut selbst Sauerstoff, so ist die Gegenwart von Luft für die Reaktion nicht nötig, wohl aber, wenn es mit CO gesättigt ist (Kühne & Scholz). Die Gegenwart von Ozon im Blute ist also hierdurch nicht bewiesen; aber selbst das Ozonisierungsvermögen des Blutes ist zweifelhaft, weil zum Gelingen aller besprochenen Versuche Zersetzung des Hämoglobins Bedingung ist (Pflüger).

2. *Kohlensäure* bildet den überwiegenden Teil des Gasgehaltes im Blute, und ist im venösen Blute reichlicher enthalten als im arteriellen.

Ein Teil der Kohlensäure ist, dem hohen Absorptionskoëffizienten dieses Gases entsprechend (**34**), ohne Zweifel vom Wasser des Blutes absorbiert, aber der ganze Gehalt auspumpbar. Man unterschied früher außer der auspumpbaren noch fest gebundene, d. h. nur durch Säuren austreibbare Kohlensäure, jedoch wird mit den vervollkommneten Methoden der ganze Kohlensäuregehalt an das trockene Vakuum abgegeben, ja sogar künstlich zugesetzte Soda zersetzt (Setschenow, Pflüger), und zwar ohne daß etwa eine Säurebildung durch Zersetzung angenommen werden darf, denn die alkalische Reaktion bleibt unverändert (Zuntz). Entgastes Blut bindet Kohlensäure zum Teil abhängig, zum Teil unabhängig vom Druck (L. Meyer), d. h. es findet teils Absorption, teils chemische Bindung statt. Die Art dieser Bindung ist aber bei weitem nicht so klar wie beim Sauerstoff. Da sowohl bloßes Serum wie Gesamtblut ein chemisches Bindungsvermögen zeigen, so muß ein bindender Körper im Serum enthalten sein; da aber das Gesamtblut mehr Kohlensäure bindet, als seinem Serumgehalt entspricht (Ludwig & Schmidt), so müssen auch die Blutkörper eine solche Substanz enthalten. Die Zersetzung zugesetzter Karbonate beim Evakuieren kann nur so erklärt werden, daß das Blut neben seinem Alkali eine schwache Säure enthält, welche an sich weder auf Lakmus wirkt, noch Kohlensäure austreibt, letzteres aber tut, wenn das Entweichen der Kohlensäure durch das Vakuum begünstigt wird (Zuntz). Die Vergleichung des Verhaltens von Blut und Serum zeigt, daß das Serum diese Säure nur in geringer Menge enthalten kann.

Sowohl über die Substanzen, an welche die Kohlensäure im Serum und in den Körpern gebunden ist, als auch über die austreibende saure Substanz existieren nur Vermutungen. — In ersterer Hinsicht könnte vor allem an Karbonate und Phosphate der Alkalien gedacht werden (**40**); übrigens rührt der in der Blutasche gefundene Phosphatgehalt fast ganz von verbranntem Lezithin her (Hoppe-Seyler & Sertoli). Auch organischen Bestandteilen des Serums (Globulin) und der Blutkörper (Hämoglobin, Lezithin) wird von einigen Autoren ein Bindungsvermögen für Kohlensäure zugeschrieben (sogar größer als für Sauerstoff, Bohr, Jolin). In diesen organischen Substanzen, welche in der Tat bei hohem CO_2-Druck selber CO_2 absorbieren, ist aber wahrscheinlicher der oben erwähnte Kohlensäure austreibende Körper zu suchen, indem man annimmt, daß Globulin und Hämoglobin bei vermindertem CO_2-Druck die Kohlensäure aus den neben ihnen vorhandenen Bikarbonaten resp. Karbonaten verdrängen, indem sie selber Alkaliverbindungen eingehen. Die schwach saure Natur des Hämoglobins wird durch gewisse Tatsachen, z. B. seine Löslichkeit und große Haltbarkeit in Alkalien, sein leichtes Krystallisieren bei Abstumpfung des Alkali durch Säure (Kühne), wahrscheinlich gemacht. Ein Beweis für jene Anschauung liegt namentlich darin, daß mit CO_2 gesättigtes Blut weniger CO_2 enthält als das aus ihm abgeschiedene Serum (A. Schmidt, Fredericq), während das vorher abgeschiedene Serum weniger CO_2 aufzunehmen vermag als das Gesamtblut (Zuntz, Setschenow); es

muß also beim Sättigen des Gesamtblutes mit CO_2 eine CO_2-Verbindung in den Blutkörpern entstehen, welche in das Serum übergeht; diese kann nicht CO_2-Hämoglobin sein, wohl aber Bikarbonat, das auf Kosten vom Hämoglobin-Alkali gebildet ist (Zuntz). Dem Oxyhämoglobin kommt die Eigenschaft CO_2 auszutreiben in höherem Grade zu, als dem gasfreien Hämoglobin; hierüber s. unten bei der Lungenatmung.

Im Fieber ist der Kohlensäuregehalt des Blutes vermindert (Geppert), was mit dem verminderten Alkaligehalt des Blutes in Verbindung gebracht wird (Minkowski).

3. *Stickstoff* enthält das Blut in sehr geringen Mengen, und zwar nur absorbiert.

Beim Erwärmen (Thiry), ja selbst beim bloßen Stehen (Brücke), gibt das Blut Spuren von Ammoniak ab, welche vielleicht von der Zersetzung eines im Blute enthaltenen Ammoniaksalzes herrühren (Kühne & Strauch), obwohl der Nachweis eines solchen im Blute bisher nicht gelungen ist. Sauerstoffzutritt befördert die Ammoniakentwickelung (Exner).

So lange ein Tier normal atmet, zeigt es eine sehr bedeutende Verschiedenheit der Farbe und des Gasgehalts im arteriellen und venösen Blute, und zwar läßt sich zeigen, daß der Farbenunterschied nur vom Sauerstoffgehalt abhängt. Auch künstlich läßt sich arterielles Blut durch Entziehung von Sauerstoff (Gaspumpe, Schütteln mit O-freien Gasen) dunkelrot, venöses durch Schütteln mit Luft oder Sauerstoff scharlachrot machen. An der Oberfläche rötet sich venöses Blut und durchschnittener venöser Blutkuchen sofort. Völlig entgastes Blut ist fast schwarz, stark dichroitisch und durch Zerstörung von Blutkörpern fast lackfarbig. Auch das Blut erstickter Tiere ist schwarz und fast sauerstofffrei.

Die Menge und Spannung der Gase ergibt sich aus folgender Zusammenstellung (die Mengen nach Schöffer, die Spannungen nach Pflüger & Strassburg, das Erstickungsblut nach einer Zusammenstellung von Zuntz):

Blutart.	Mengen in Volumprozenten des Blutes (Gasvolume für 0° und atm. Druck berechnet.)			Spannung in mm Hg		Spannung in Prozenten des entspr. Schüttelgases	
	Sauerstoff	Kohlensäure	Stickstoff	Sauerstoff	Kohlensäure	Sauerstoff	Kohlensäure
Arteriell	19,2	39,5	2,7	29,6	21,0	3,9	2,8
Venös	11,9	45,3	1,7	22,0	41,0	2,9	5,4
Differenz . . .	+ 7,3	— 5,8	+ 1,0	+ 7,6	— 20,0	+ 1,0	— 2,6
Erstickungsblut	0,96	49,5	2,1	—	—	—	—

Sehr abweichend hiervon sind die Ergebnisse von Bohr, welcher als „Schüttelgas" ein in den oberen Teil einer großen Stromuhr (S. 515) eingeschlossenes Gasquantum ver-

wendet, das also hin und her getrieben wird und mit stets erneuten Blutmengen in Berührung kommt (vielleicht nicht ausgiebig genug). Er fand im arteriellen Blut die Sauerstoffspannung wenig unter der atmosphärischen (gegen 138 mm), die Kohlensäurespannung fast Null.

Bemerkenswert ist, daß das arterielle Blut in allen Gefäßen gleiche Zusammensetzung und Spannung hat, während das venöse von Natur und Tätigkeitsgrad des Organs abhängt, aus welchem es fließt. Das Muskelvenenblut hat z. B. bei Ruhe des Muskels weit mehr Sauerstoff und weniger Kohlensäure als während der Kontraktion (Sczelkow). Das Venenblut der Tabelle ist gemischtes, wie es sich in den Venenstämmen, im rechten Herzen und in der Lungenarterie findet.

Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes stellt nicht ganz die überhaupt aufnehmbare Menge, die sog. Sauerstoffkapazität, dar. Durch Schütteln mit Luft oder durch lebhafte künstliche Respiration des Tieres kann der O-Gehalt auf über 23 pCt. getrieben werden, was auch der Aufnahmsfähigkeit des im Blute enthaltenen Hämoglobins gut entspricht. Der Kohlensäuregehalt beträgt, selbst im venösen Blute, noch nicht die Hälfte der aufnehmbaren Menge.

Daß die O-Kapazität dem Hämoglobingehalt, also der Färbekraft des Blutes, proportional ist, ist durch Versuche bestätigt (Haldane & Smith); für menschliches Blut ergaben die Versuche 16—21, im Mittel 18,5 Volumprozent.

2. Die Chemie der Lungenatmung.

a. Qualitative Feststellung.

Der chemische Vorgang der Lungenatmung kann sowohl durch Vergleichung der ein- und ausgeatmeten Luft, als auch durch Vergleichung des (venösen) Arterien- und (arteriellen) Venenblutes der Lunge erkannt werden. Letztere Vergleichung ist identisch mit der schon soeben erfolgten des arteriellen und venösen Blutes überhaupt, und lehrt, daß das Blut beim Durchgang durch die Lungenkapillaren an Kohlensäuregehalt und -Spannung verliert, dagegen an Sauerstoffgehalt und -Spannung gewinnt. Da nun die exspirierte Luft Kalk- und Barytwasser stark trübt, und in einem Raume, in welchem ein Tier bis zum Ersticken eingeschlossen war, sich fast kein Sauerstoff mehr findet (höchstens 3—4 pCt., Stroganow), so ergibt sich, daß das Blut in der Lunge der Luft Sauerstoff entzieht und Kohlensäure an sie abgibt.

Außerdem ist die ausgeatmete Luft auch wärmer (nahe an Körpertemperatur) und wasserreicher als die eingeatmete; der „Hauch" ist mit Wasserdampf für Körpertemperatur gesättigt und bildet daher in der Kälte Nebel. Die Erwärmung und Befeuchtung der eingeatmeten Luft geschieht aber schon an den warmen feuchten Schleimhäuten des langen Atmungskanals und ist nur zum kleinsten Teil dem Lungenblut zuzuschreiben. Schon der Durchgang durch die Nase bringt die Luft auf über 30°

und sättigt sie nahezu mit Wasserdampf; man kann dies dadurch nachweisen, daß man bei angehaltenem Atem mittels eines Aspirators Luft durch ein Nasenloch ein- und durch das andere austreten läßt, und zwischen letzteres und Aspirator ein Rohr mit einem Thermometer resp. einer hygroskopischen Vorrichtung einschaltet; die Zeit eines Atemzuges genügt zu der angeführten Wirkung auf die Luft (Aschenbrandt, Kayser). Allerdings ist das Lungenvenenblut etwas wasserärmer und nach einigen Autoren auch kälter als das Lungenarterienblut (vgl. Kap. XIII). Auch andere chemische und selbst morphologische Unterschiede des arteriellen und venösen Blutes werden behauptet.

Die Lunge scheidet spurweise Ammoniak aus, nachweisbar durch Nessler'sches Reagens (Thiry, Schenk). Ueber eine behauptete Stickstoffausscheidung s. S. 532. Die exspirierte Luft der Pflanzenfresser enthält häufig Grubengas, welches jedoch aus dem Magen stammt. Die angebliche Giftigkeit der Exspirationsluft (Brown-Séquard & d'Arsonval) bedarf noch der Aufklärung.

b. Quantitative Bestimmung.

Quantitative Bestimmungen des Lungengaswechsels sind besonders für die Lehre vom Gesamt-Stoffwechsel wichtig, von welchem ersterer einen Hauptteil bildet. Die einfachste Methode ist, die durch den Atmungsraum gegangene Luft durch Apparate streichen zu lassen, welche die gebildete Kohlensäure und das Wasser auffangen, so daß beides gewogen werden kann. Hierzu sind Aspirationsvorrichtungen nötig, z. B. luftleere Räume (Andral & Gavarret), ein sich entleerendes Wassergefäß (Scharling), oder eine Saugpumpe (Pettenkofer). Die einströmende Luft muß entweder von CO_2 und H_2O befreit sein, oder ihr Gehalt an beiden muß ermittelt und in Abzug gebracht werden. Für Versuche im Großen dient der Pettenkofer'sche Apparat, dessen Atmungsraum bequem einem Menschen zum Aufenthalt dienen kann; hier wird nur ein gemessener Bruchteil der ein- und austretenden Luft durch die Absorptionsflüssigkeiten geleitet.

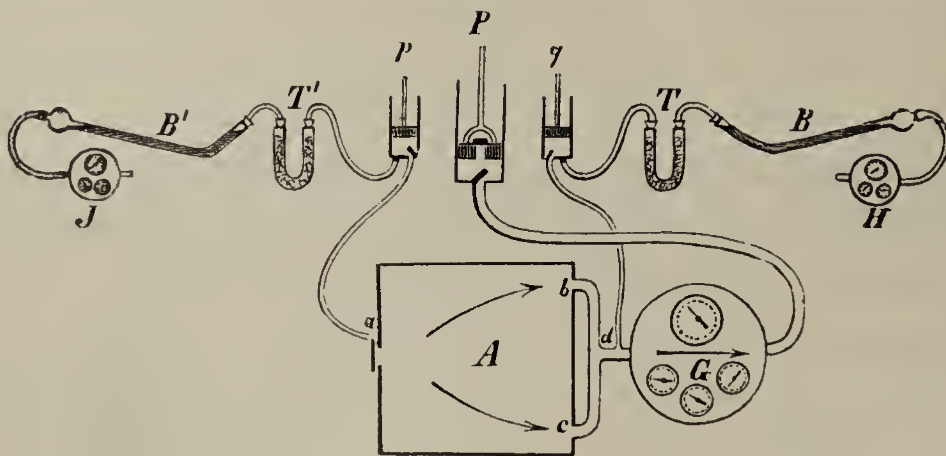


Fig. 208.

Fig. 208 stellt das Pettenkofer'sche Verfahren schematisch dar. *A* ist der Atmungsraum, durch welchen Luft mittels der Saugpumpe *P* hindurchgesogen wird, dieselbe tritt durch Türspalten bei *a* ein und strömt bei *b* und *c* ab; in der großen Gasuhr *G* wird sie gemessen. Bei *d* zweigt sich ein Rohr ab, durch welches die Pumpe *q* einen Anteil der abströmenden Luft entnimmt, um deren H_2O- und CO_2-Gehalt zu be-

stimmen: ersteren in dem Trockenapparat T, letzteren in dem geneigten Barytrohr B; die Gasuhr H mißt den analysierten Bruchteil der Luft. Ein ganz ähnlicher Apparat $apT'B'J$ entnimmt einen gemessenen Anteil der in die Kammer einströmenden Luft, um die wegen ihres H_2O- und CO_2-Gehalts nötige Korrektur zu ermöglichen. Der Apparat bestimmt nur die exhalierte Kohlensäure (und den Wasserdampf) direkt; der verbrauchte Sauerstoff kann durch Rechnung gefunden werden: ist S das Anfangsgewicht, T das Endgewicht des Körpers im Versuch, s das Gewicht der aufgenommenen Nahrung, t das Gewicht sämtlicher Ausgaben mit Einschluß der respiratorischen, so ist das Gewicht des verzehrten Sauerstoffs $= T + t - (S + s)$.

Eine andere Methode, von Regnault & Reiset, welche den Vorteil hat, daß auch der Sauerstoffverbrauch direkt bestimmt wird, entzieht dem ganz geschlossenen Atmungsraume die Kohlensäure durch Absorption, und läßt dafür ein gleiches Volum Sauerstoff eintreten.

Das Schema Fig. 209 zeigt in A den Atmungsbehälter, aus welchem die Absorptionsmaschine M beständig die Kohlensäure absorbiert. Die Maschine besteht aus den beiden Pipetten p und q, welche unten durch den Schlauch r kommunizieren, und durch den von einem Motor getriebenem Balancier B abwechselnd auf und nieder steigen, so daß sie sich mit der eingeschlossenen Kalilauge, welche vor und nach dem Versuch gewogen wird, gleichsam ausspülen. Die eine steht mit dem Boden, die andere mit der Kuppel von A durch die Schläuche s und t in Verbindung, wodurch die Luft in A in Bewegung erhalten wird. Die durch die Absorption der Kohlensäure entstehende Druckverminderung saugt aus dem Sauerstoffbehälter S Sauerstoff nach, dessen Verbrauch also direkt ablesbar ist. Dieses Verfahren (später durch Ludwig u. A. modifiziert und vereinfacht) eignet sich nur für kleine Tiere, gestattet aber zugleich Bestimmungen etwaigen Austauschs von Stickstoff (s. unten).

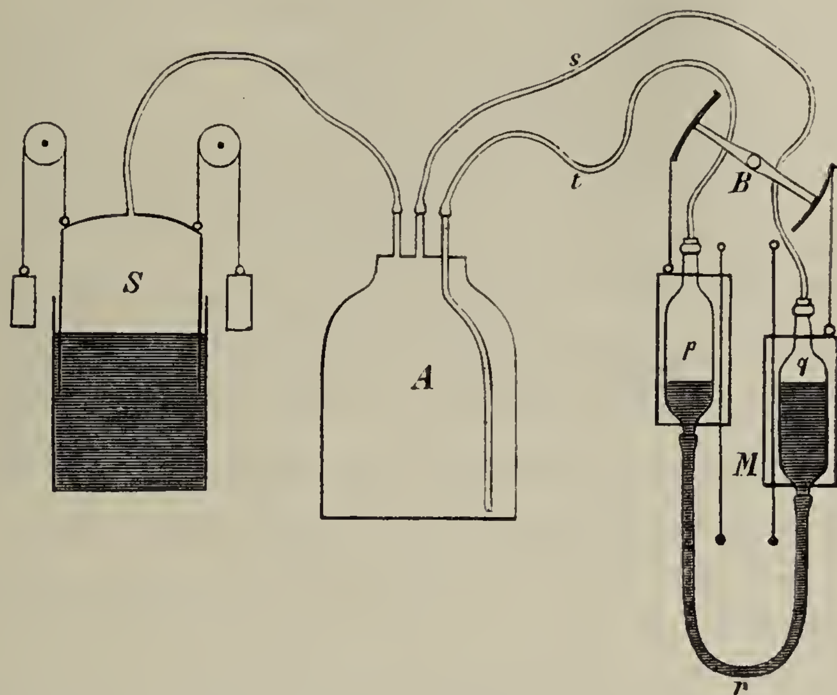


Fig. 209.

Ein drittes Verfahren besteht darin, durch eine mit Ventilen versehene Gabelung die In- und Exspirationsluft zu trennen, erstere aus einem gemessenen Vorrat zu beziehen, letztere in geeigneter Weise aufzusammeln und zu analysieren.

Die Ventile bestehen am besten aus Sperrflaschen (Fig. 210), welche mit Wasser oder Quecksilber beschickt sind (W. Müller). Der Widerstand, welchen jede Ventil-

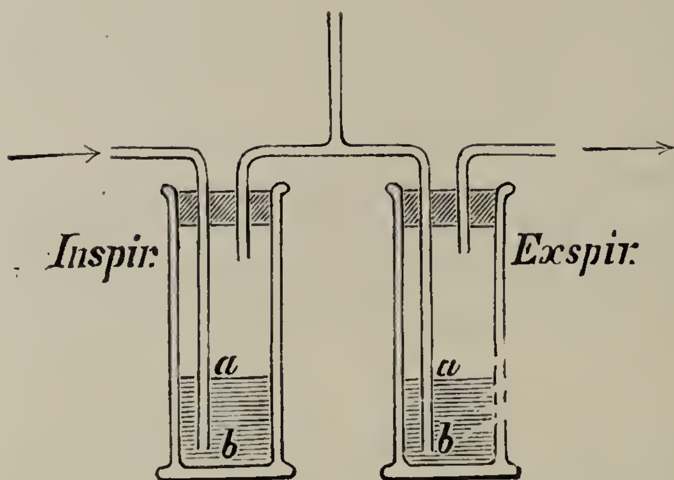


Fig. 210.

flasche leistet, ist gleich einer Flüssigkeitssäule von der Länge des untertauchenden Teiles der Sperrröhre.

Auch graphische Methoden zur Messung des Gaswechsels (Fano u. A.) sind angegeben, aber bis jetzt wenig erprobt.

Will man den Gaswechsel der gesamten äußeren Atmung bestimmen, so muß der Atmungsraum den ganzen Körper aufnehmen; sucht man nur den der Hautatmung, so atmet Mund und Nase durch ein besonderes nach außen geführtes Rohr; sucht man endlich nur den der Lungen, so besteht der Atmungsraum nur aus einer vor Mund und Nase gebundenen luftdicht anschließenden Maske oder, bei Tieren, einer über den Kopf gezogenen Kautschukkappe oder einer in die Trachea gebundenen Kanüle.

Beim Regnault-Reiset'schen Verfahren läßt sich die Frage entscheiden, ob Stickstoff bei der Atmung eine Rolle spielt. Man fand, daß der Stickstoffvorrat im Raume langsam zunimmt, und schloß daraus, daß eine geringe N-Ausscheidung stattfinde. Jedoch läßt sich der Verdacht eines geringen Luft-(Stickstoff-)gehaltes des eingesogenen Sauerstoffgases schwer beseitigen.

Verfehlt muß es erscheinen, diese Frage, welche nur durch Respirationsversuche entschieden werden kann, durch Versuche über das sog. Stickstoffdefizit (vgl. Kap. XII) beantworten zu wollen, da die Stoffwechselversuche hierzu viel zu ungenau sind. Sorgfältige Respirationsversuche (Leo) ergaben eine äußerst kleine N-Ausgabe, welche innerhalb der Fehlergrenzen zu liegen scheint.

Ueber die Größen des respiratorischen Gaswechsels bei ruhenden Tieren gibt folgende Tabelle Aufschluß.

Tierart	Gaswechsel pro Kilo Tier in 1 Stunde				Beobachter
	Sauerstoff		Kohlensäure		
	g	Liter	g	Liter	
Mensch min.	0,461	0,322	0,535	0,271	Speck.
„ max.	0.601	0,420	0,717	0,364	„
Pferd	0,553	0,394	0,776	0,393	Boussingault.
Kuh	0,460	0,328	0,631	0,320	„
Schaf	0.490	0,343	0,671	0,341	Reiset.
Schwein	0,561	0.392	0,661	0,336	„
Hund	1,016	0.911	1,325	0,674	Regnault & Reiset.
Katze max.	1.356	0,947	1,397	0,710	Hzg. Carl Theodor z. Bayern.

Tierart	Gaswechsel pro Kilo Tier in 1 Stunde				Beobachter
	Sauerstoff		Kohlensäure		
	g	Liter	g	Liter	
Kaninchen	0,987	0,690	1,244	0,632	Regnault & Reiset.
Maus	—	—	6,455	3,282	Pott.
Murmeltier im Winterschlaf .	0,048	0,034	0,037	0,019	Regnault & Reiset.
Huhn	1,057	0,739	1,403	0,714	"
Grünfink	13,000	9,091	13,590	6,909	"
Sperling	9,595	6,710	10,492	5,335	"
Frosch min. . . .	0,063	0,044	0,045	0,031	"
" max. . . .	0,105	0,073	0,081	0,058	"
Eidechse	0,065	0,045	0,063	0,032	"
Süßwasserfische min.	—	0,015	—	0,026	Jolyet & Regnard.
" max.	—	0,148	—	0,120	"
Seefische min. . . .	—	0,047	—	0,043	"
" max. . . .	—	0,171	—	0,275	"
Insekten min. . . .	0,687	0,480	0,767	0,391	Regnault & Reiset.
" max. . . .	1,170	0,818	1,189	0,605	"
Mollusken min. . .	—	0,012	—	0,009	Jolyet & Regnard.
" max. . .	—	0,044	—	0,038	"
Regenwurm . . .	0,101	0,071	0,108	0,055	Regnault & Reiset.
Blutegel max. . . .	—	0,040	—	0,036	Jolyet & Regnard.

Die Bedeutung dieser Zahlen liegt wesentlich auf dem Gebiete des allgemeinen Stoffwechsels, und wird daher erst in Kap. XII erörtert, ebenso die funktionellen Einflüsse auf den Gaswechsel.

c. Die Mechanik des Gasaustausches.

Der Prozeß der Lungenatmung wäre ohne weiteres klar, wenn das Lungenkapillarblut mit der äußeren Atmosphäre in Verkehr wäre. Da die O-Spannung der letzteren etwa 159 mm, die des venösen Blutes aber nur 22 mm beträgt (S. 528), so muß durch einfache Spannungsausgleichung Sauerstoff in das Blut übergehen; da ferner die CO_2-Spannung in der Luft nur 0,38 mm, in venösem Blute aber 41 mm ist, muß das Blut CO_2 an die Luft abgeben.

Da aber das Lungenblut nicht mit der äußeren, sondern mit der Alveolenluft verkehrt, welche stets viel O-ärmer und CO_2-reicher ist als die Atmosphäre, so entsteht die Frage, ob auch hier noch eine einfache Spannungsausgleichung angenommen werden darf. Hierzu ist eine direkte Untersuchung der Alveolenluft erforderlich. Die erste Bestimmung geschah so (Ludwig & Becher), daß der Atem so lange als möglich

angehalten, und dann die exspirierte Luft, welche jetzt nahezu als der Alveolenluft gleichkommend angesehen werden kann, untersucht wurde. Da aber eingewendet werden kann, daß das Anhalten des Atems einen abnormen Spannungszustand des Blutes schafft, wurde später (Pflüger & Wolffberg) durch einen „Lungenkatheter“, welcher im übrigen die Atmung nicht unterbrach, der Inhalt eines einzelnen Lungenabschnitts am Hunde mittels Einsetzung des Katheters in seinen Bronchialast entnommen. So zeigte sich die Kohlensäurespannung der abgesperrten Alveolenluft fast genau gleich der oben angegebenen des venösen Herzblutes (Wolffberg, Nussbaum), so daß also die Lungenatmung als einfache Spannungsausgleichung zwischen venösem Blute und Luft betrachtet werden kann, da die normale Alveolenluft weniger CO_2 enthalten muß, als die abgesperrte. Die Diffusionsgeschwindigkeit in der Lunge ist übrigens so groß, daß auch ohne Absperrung, bei ruhiger Atmung, die Exspirationsluft des Hundes eine Kohlensäurespannung hat, welche derjenigen des venösen Blutes nahe steht.

Dies schließt jedoch nicht aus, daß die CO_2-Spannung des Blutes in der Lunge durch besondere Umstände erhöht, und dadurch die CO_2-Ausscheidung befördert wird. Gewisse Tatsachen sprechen dafür, daß die Sauerstoffaufnahme in diesem Sinne wirkt. Man findet nämlich die Kohlensäurespannung des Blutes größer, wenn das Schüttelgas (S. 526) Sauerstoff enthält, als wenn es sauerstofffrei oder der Ausgleichungsraum leer ist (Ludwig & Holmgren; Wolffberg). Der Sauerstoff erhöht also die Kohlensäurespannung, wirkt chemisch CO_2 austreibend; der eine respiratorische Vorgang unterstützt somit den anderen. Den Schlüssel für diese Wirkung des Sauerstoffs liefern Versuche (Ludwig mit Sczelkow, Preyer, Gaule u. A.), welche zeigen, daß die Kohlensäurespannung des Serums kleiner ist als die des Gesamtblutes, und durch Blutzusatz erhöht wird, nicht aber durch bloßes Schütteln mit Sauerstoff. Hiernach muß ein Bestandteil der Blutkörper die CO_2-austreibende Wirkung des Sauerstoffs vermitteln, höchst wahrscheinlich das Hämoglobin, dessen saure Eigenschaften (S. 527) durch O-Bindung wahrscheinlich verstärkt werden.

Hin und wieder ist auch eine aktive (chemische?) Beteiligung des Lungenparenchyms an der Kohlensäureaustreibung behauptet worden: Blut soll, wenn man es durch die Gefäße einer mit Stickstoff gefüllten Lunge leitet, mehr Kohlensäure an deren Gasraum abgeben, als an einen einfachen, mit Stickstoff gefüllten Gasraum (J. J. Müller); indes wird die Beweiskraft dieser Versuche angefochten (Pflüger & Wolffberg).

Gegen eine rein physikalische Rolle der Lungenoberfläche würde sich anführen lassen, daß dieselbe für Ammoniak undurchlässig sein soll (Magnus); weder gehe isoliertes NH_3 in das Blut, noch ins Blut gebrachtes NH_3 in die Exspirationsluft über.

Da die Lungenatmung zunächst eine Spannungsausgleichung zwischen Lungenblut und Alveolenluft ist, so wird das Blut in der Lunge um so O-reicher und CO_2-ärmer, je mehr die Alveolenluft in ihrer Zusammensetzung der atmosphärischen Luft sich nähert, was wieder von der Frequenz und Tiefe der Atembewegungen abhängt. So ist z. B. nachgewiesen, daß lebhafte künstliche Atmung den O-Gehalt des arteriellen Blutes bis zur Sättigung steigert. Dagegen wirkt der Atmungsmodus auf den O-Konsum und die CO_2-Produktion des Gesamtorganismus nicht ein, sondern die letzteren hängen lediglich von den Funktionen der Organe ab (Pflüger). Hieraus ergibt sich ferner, daß nur in längeren Atmungsversuchen der Gaswechsel des Körpers einen richtigen Ausdruck findet.

Die vorstehende Darstellung müßte gänzlich anders lauten, wenn die S. 529 erwähnten Bohr'schen Angaben sich bestätigen. Da nämlich in der Alveolenluft die Sauerstoffspannnung jedenfalls weit unter 138 mm und die Kohlensäurespannung weit über 0 ist, so müßte bei der Atmung sowohl Sauerstoff wie Kohlensäure zu größerer Spannung hingehen, woran vorläufig jede Erklärung der Lungenatmung scheitern würde.

3. Die Haut- und die Darmatmung.

Auch wenn die Lungenatmung eliminiert ist (bei Fröschen durch Ausschneiden der Lungen, bei Warmblütern nach der S. 532 angegebenen Methode), ist noch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung wahrnehmbar, welche der Hautatmung oder Perspiration zuzuschreiben ist. Jedoch ist der Hautgaswechsel bei Warmblütern verschwindend klein gegen den der Lunge (die CO_2-Ausscheidung im Mittel etwa $^1/_{225}$ der pulmonalen, nach Zahlen von Aubert); an Fröschen ist sie, bei der Kleinheit der Lungenoberfläche und bei der Feuchtigkeit der Haut, relativ viel beträchtlicher, zumal die Blutarten, welche den Lungen und der Haut zuströmen, beim Frosche weniger verschieden sind (vgl. S. 483). Die Existenz der Hautatmung erklärt sich aus der Spannungsausgleichung des durch die Hautgefäße strömenden Blutes mit der Luft, ihre Geringfügigkeit aus der Dicke der zwischenliegenden Epidermis und daraus, daß hier arterielles und nicht venöses Blut zuströmt. — Zur Perspiration ist auch die Wasserverdunstung der Haut, welche bei Schweißsekretion besonders groß ist, zu rechnen, sowie die Verdunstung anderer, noch wenig bekannter Substanzen, welche den spezifischen Geruch der Tiere und Menschen verursachen. — Auch im Darm findet eine

Art Atmung statt, indem der Sauerstoff der verschluckten Luft verschwindet und durch Kohlensäure ersetzt wird (vgl. Verdauung).

Für die funktionelle Bedeutung der Hautatmung wurde früher angeführt, daß geschorene und überfirnißte Tiere unter starker Abkühlung schwer erkranken und sterben (Bernard). Dieser Tod hat aber mit Erstickung Nichts gemein und scheint eher von der starken Hautreizung herzurühren, denn die Erscheinungen sind den nach ausgedehnten Hautverbrühungen auftretenden ziemlich ähnlich. Andere leiten sie von der Zurückhaltung giftiger Ausdünstungsstoffe, von Wärmeverlusten, Verdauungsstörungen u. dgl. her. Die Luft von Räumen, in welchen Menschen sich lange aufgehalten haben, ist übelriechend und schädlich, und enthält Stoffe, deren Natur und Herkunft unbekannt ist.

Die Darmatmung gelangt bei einem luftschluckenden Fisch, dem Schlammpeizger (Cobitis fossilis), zu wirklicher funktioneller Bedeutung.

4. Die innere Atmung.

Die alte Ansicht (Lavoisier), daß die Kohlensäure in der Lunge selbst entstehe, ist durch den CO_2-Reichtum des in der Lunge anlangenden venösen Blutes widerlegt. Diese Beschaffenheit läßt sich bis zu den Kapillaren zurückverfolgen; entweder in ihnen, oder in der Umgebung derselben, in den Geweben, muß die Sauerstoffverzehrung und Kohlensäurebildung erfolgen. Das letztere ist bei weitem wahrscheinlicher, weil die Oxydationsprozesse so innig an die Funktionen der Organe geknüpft sind, daß sie auch in ihnen ablaufen müssen. Am besten würde die Frage zu entscheiden sein, wenn sich die Gasspannungen der Gewebe ermitteln und mit denen des Blutes vergleichen ließen. Dies ist im allgemeinen nicht direkt möglich; aber in Gasräumen und Flüssigkeiten, welche allseitig von unverletzten Geweben umgeben sind (Gas abgebundener Darmschlingen, Gallen- und Harnblaseninhalt) findet man die CO_2-Spannung bedeutend größer, als selbst im venösen Blute, woraus ein CO_2-Uebergang aus den Geweben in das Blut hervorgeht; wo aber die Kohlensäure entsteht, dahin muß auch der Sauerstoff wandern (Pflüger & Strassburg). Ein anderer Beweis für die Atmung der Gewebe liegt in dem Gaswechsel ausgeschnittener Organe (vgl. S. 169), sowie in dem Gaswechsel entbluteter Frösche, welcher kaum hinter dem normalen zurücksteht (Pflüger & Oertmann).

Eine andere Methode, indirekt die Gasspannungen der Gewebe kennen zu lernen, wäre die Untersuchung der Gasspannungen der Lymphe (Ludwig mit Hammarsten, Tschirjew, Buchner, Gaule). Hier findet man die CO_2-Spannung kleiner als im venösen Blut, wenn auch größer als im arteriellen. Hieraus aber darf nicht geschlossen werden, daß die Kohlensäure nicht in den Geweben entsteht, denn die untersuchte Lymphe hat schon im Bindegewebe und in den Lymphdrüsen Gelegenheit gehabt, ihre Spannungen mit arteriellem Blute auszutauschen. Daß bei der Erstickung die Kohlensäure im Blute

stärker zunimmt als in der Lymphe (Tschirjew), könnte auf dem verschiedenen Bindungsvermögen beider und dem unmittelbareren Abfluß des Blutes beruhen.

Ein weiterer, aber für sich nicht ausreichender Grund, der für die Gefäße als Sitz der Oxydationsprozesse zu sprechen schien, ist das Vorkommen leicht oxydierbarer (reduzierender) Substanzen im Blute, besonders im Erstickungsblute (A. Schmidt). Die Quelle dieser Substanzen (welche nicht im Plasma, sondern in den Körpern enthalten sind, Afanassieff) kann aber im Blute selber liegen; die Lymphe enthält dieselben nicht (Hammarsten). Auch nimmt der O-Gehalt des Blutes, wenn es warm aufbewahrt wird, auffallend wenig ab (Schützenberger, Gréhant & Quinquaud).

Die O-Spannung vieler Gewebe scheint gradezu Null zu sein, so daß sie also mit Begierde dem Blute Sauerstoff entziehen müssen. Der Muskel enthält z. B. keinen auspumpbaren Sauerstoff (Hermann). Arterielles Blut wird durch ausgiebige Berührung mit Geweben seines Sauerstoffs vollständig beraubt. Die Sauerstoffzehrung der Gewebe läßt sich sogar am lebenden Menschen beobachten (Vierordt): die Fuge zwischen den Fingern zeigt im durchfallenden Lichte rote Farbe und mit dem Spektralapparat die Streifen des Oxyhämoglobins; umschnürt man die Finger, so daß die Zirkulation still steht, so tritt nach kurzer Zeit der Streifen des reduzierten Hämoglobins auf.

Diese Zeit beträgt etwa 100—150 sek, und ist bei Kindern kleiner (63—75 sek); sie wechselt mit der Tageszeit und wird durch Kälte vergrößert. Durch voraufgehende längere Atmungsunterbrechung wird sie verkleinert infolge von Anhäufung reduzierender Substanzen im Blut (Vierordt & Dennig). Nach einer ähnlichen Methode findet Hénocque die Reduktionszeit zu nur 70 sek. Die Reduktion zeigt eine Steigerung der Energie nach den Mahlzeiten und bei Muskelanstrengungen. Von den Geweben reduziert der Muskel am stärksten (Bernstein).

Auch die Kaltblüter reduzieren bei Atmungsunterbrechung ihr Blut sehr schnell; es wird z. B. bei kurarisierten Fröschen schnell dunkel. Die Gewebe der Kaltblüter sind also nahezu ebenso sauerstoffbegierig wie die der Warmblüter, obwohl sie den Sauerstoff viel träger verbrauchen (Hermann).

Aus dem Gesagten erhellt die Bedeutung der lockeren Bindung des Sauerstoffs und der Kohlensäure im Blute. Beide Gase müssen aus der Luft vom Blute durch Bindung aufgefangen, an die Gewebe aber weiter abgegeben werden. Dies wird durch die angegebene Abstufung der Spannung erreicht:

Sauerstoffspannung:

äußere Luft > Alveolenluft > Blut > Gewebe.

Kohlensäurespannung:

Gewebe > Blut > Alveolenluft > äußere Luft.

da jedes Gas stets nach dem Orte geringerer Spannung wandert.

Die Energie der inneren Atmung ist natürlich für die verschiedenen Organe verschieden und wechselt in jedem einzelnen mit der Zeit je nach der Energie seiner Oxydationsprozesse. Einen Maßstab für jene Energie

gibt die Vergleichung des Arterien- und Venenblutes des Organs in Bezug auf Gasgehalt und Farbe. In den Nierenvenen ist das Blut fast arteriell gefärbt, in den Muskelvenen sehr dunkel.

5. Der respiratorische Quotient und die Umsetzung in den Geweben.

Das Volum- (zugleich Aequivalent-)Verhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zum gleichzeitig aufgenommenen Sauerstoff, gewöhnlich durch das Symbol $\frac{CO_2}{O_2}$ bezeichnet, nennt man den respiratorischen Quotienten. Derselbe muß im Allgemeinen < 1 sein, da der Sauerstoff auch zu anderen Oxydationen als zur CO_2-Bildung verwandt wird (Bildung von Wasser, Schwefelsäure, Phosphorsäure etc.); dies bestätigt auch die Tabelle S. 532 (2. und 4. Zahlenkolumne). Für kurze Zeiträume ändert sich der Quotient beständig; in der Ruhe, besonders im Schlafe, ist er am kleinsten; umgekehrt kann er durch Muskelarbeit > 1 werden; d. h. die O_2-Aufnahme und die CO_2-Ausscheidung sind nicht unmittelbar an einander gebunden.

Auch für die Atmung der Gewebe (s. oben) läßt sich ein respiratorischer Quotient aufstellen, der ganz ähnliche Verhältnisse zeigt. Derselbe kann jedoch ∞ werden, da die Gewebe, z. B. Muskeln, ohne jede Sauerstoffaufnahme Kohlensäure bilden können (G. Liebig, Hermann). Ebenso verhalten sich kaltblütige Tiere, welche in völlig O-freier Luft leben können und dabei nicht weniger CO_2 bilden als sonst (Pflüger, Aubert).

Der Grund dieser Verhältnisse ist darin erkannt worden (Hermann, Pflüger), daß die CO_2-Bildung fast überall Resultat von Spaltungsprozessen ist, welche ohne Sauerstoffverzehrung verlaufen, während die letztere wesentlich an die Bildung der spaltbaren Substanzen geknüpft ist. Je mehr der Verbrauch und die Neubildung dieser Substanzen parallel gehen, um so mehr muß der respiratorische Quotient seinen Mittelwert erreichen. In Zeiten vorwiegender Tätigkeit wird er sich erhöhen, in Zeiten vorwiegender Ruhe sich vermindern. Dies gilt nicht bloß für den Gaswechsel des Gesamtorganismus, sondern auch für den des einzelnen Organs, z. B. des Muskels.

Daß das Freiwerden von Kräften nicht an unmittelbare Verbrennung gebunden zu sein braucht, sondern auch bei solchen Spaltungsprozessen stattfindet, bei welchen die Atomumlagerung zur Sättigung stärkerer Affinitäten führt, ergibt sich aus dem Energieprinzip. Ein bekanntes Beispiel eines Spaltungsprozesses mit Wärmeentwickelung ist die alkoholische Gärung des Zuckers (S. 101).

6. Atmung veränderter Luft und fremder Gase.

Für die Erhaltung des Lebens kann bei Warmblütern die Zufuhr von Sauerstoff auch die kürzeste Zeit nicht entbehrt werden; derselbe darf jedoch mit anderen unschädlichen Gasen (Wasserstoff, Stickstoff) gemengt sein, wie in der Atmosphäre.

Die lange herrschende Angabe, daß das Stickstoffoxydulgas längere Zeit hindurch den Sauerstoff vertreten könne (H. Davy), ist widerlegt (Hermann): reines N_2O bewirkt bei Warmblütern sofort Dyspnoe und Erstickung, beim Menschen wird erstere nur durch den Rausch (s. unten) subjektiv unmerklich.

Unter höherem Druck wirkt Sauerstoff fördernd, insofern er ausgeschnittene Organe länger lebensfähig erhält (vgl. z. B. S. 494), und die Resistenz gegen CO-Vergiftung vergrößert. Bei äußerst hohen Drücken tritt aber das Gegenteil ein: Tiere sterben, wenn der O-Partiardruck über 2000 mm steigt, gleichgiltig, ob der Sauerstoff rein oder mit Stickstoff gemischt ist (Bert). Die Erscheinungen sind denen der Erstickung durch Sauerstoffmangel analog (Hermann, K. Lehmann). Der Grund dieser Schädlichkeit, welche auch für Pflanzen gilt, ist noch nicht genügend aufgeklärt; auch das Leuchten des Phosphors erlischt bei hoher O-Tension, z. B. in reinem Sauerstoffgas von 1 Atm. Druck; möglicherweise sind auch die Gewebe nicht im stande, des Sauerstoffs sich zu bemächtigen, wenn derselbe hohe Pression hat (Pflüger). Hoher Druck an sich wird gut vertragen; in Wasser sterben z. B. Fische, wenn sie keine Schwimmblase haben, erst bei 300 Atmosphären; niedere Organismen überleben sogar einen Druck von 1000 Atm. (Regnard).

Ueber den Einfluß mäßiger Aenderungen der Luftzusammensetzung s. Kap. XII.

Die übrigen Gasarten lassen sich folgendermaßen einteilen:

A. *Indifferente Gase.* Sie können, mit Sauerstoff gemischt, beliebig lange ohne Schaden geatmet werden, bewirken jedoch für sich geatmet Erstickung: Stickstoff, Wasserstoff, Grubengas.

B. *Irrespirable Gase.* Sie können nur spurweise, mit anderen Gasen gemengt, eingeatmet werden, weil sie in größerer Konzentration reflektorisch Stimmritzenkrampf bewirken (s. S. 549); durch Trachealkanülen eingeführt wirken sie auf die Lunge zerstörend.

Hierher gehören alle Gase von starker chemischer Wirkung, wie Chlor, Fluor, Ozon, die gasförmigen Säuren (HCl, HFl, NO_2, SO_2, CO_2), die mit Sauerstoff oder mit Wasser Säuren bildenden Gase (NO, $COCl_2$, BCl_3, BFl_3, $SiFl_4$), die gasförmigen Alkalien (NH_3 und dessen Substitutionsprodukte). CO_2 ist nur bei größerer Konzentration irrespirabel; über NO s. auch unten.

C. *Giftige Gase.* Dieselben können eingeatmet werden, bewirken aber durch ihre Aufnahme in das Blut schädliche oder tödliche Veränderungen im Organismus.

Speziellere Angaben über diese Gase gehören in die Toxikologie. Von physiologischem Interesse sind: Kohlenoxyd CO, welches durch Verdrängung des Sauerstoffs erstickend wirkt (S. 466). Stickoxyd NO ist wegen Bildung von NO_2 irrespi-

rabel, würde aber dem Blute zunächst seinen O_2 entziehen, und dann sich selbst noch fester als CO mit dem Hämoglobin verbinden (S. 466). Sauerstoffentziehend (reduzierend) wirken ferner auf Blut: H_2S (zersetzt weiterhin das Hämoglobin), PH_3, AsH_3, SbH_3, C_2N_2. Berauschend wirkt das Stickoxydulgas N_2O (s. auch oben). Eine Reihe toxischer Erscheinungen bewirkt auch CO_2, wenn sie verdünnt genug ist, um eingeatmet zu werden.

II. Die Mechanik der Atmungsorgane.

1. Die Atmungsorgane im allgemeinen.

Nur bei den niedersten Organismen mit sehr geringer Körpermasse genügt die bloße Umspülung der Oberfläche durch das Respirationsmedium (Wasser), um den Gasverkehr durch Diffusion zu unterhalten. Bei größerer Masse bedarf es dagegen besonderer großer Berührungsflächen für den Gasaustausch. Bei unentwickeltem oder fehlendem Blutgefäßsystem wird die Luft in den Körper eingeführt und darin verbreitet, um gleichsam überall die Säfte aufzusuchen (Luftröhren oder Tracheen der Arthropoden); bei entwickeltem Blutgefäßsystem wird dagegen das Blut in einem Organ von großer Oberfläche mit dem Respirationsmedium in Berührung gebracht. Dies geschieht bei Wasseratmung durch Ausstülpung der Körperoberfläche: die Kiemen der Mollusken, Krebse, Fische und Batrachierlarven; bei Luftatmung durch ein Einstülpungs-System: die Lungen der Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugetiere und des Menschen. Für den Foetus der Säugetiere und des Menschen liefert die Plazenta (Kap. XIV, XV) die erforderliche Fläche für den Gasaustausch des fötalen und mütterlichen Blutes.

Manche Salamanderarten haben weder Lungen noch Kiemen, sondern atmen, außer durch die Haut, durch die Mund- und Rachenschleimhaut (Wilder u. A.); bei den in Wasser lebenden ist die Lunge mehr entwickelt, also vermutlich nur hydrostatisches Organ (Camerano).

2. Die Lungen und der Brustkasten.

Die Lungen sind zwei elastische Säcke, die ein verzweigtes Röhrensystem mit endständigen Bläschen (Alveolen) enthalten; die Oberfläche jeder Alveole ist noch dadurch vergrößert, daß ihre Wände durch hervorspringende Leistchen ausgebuchtet sind. Der Hohlraum der Lungen kommuniziert durch Luftröhre, Kehlkopf, Rachen und Nasen- oder Mundhöhle mit der äußeren Luft.

Die Lungen des Fötus sind luftleer (anektatisch) und sinken daher in Wasser unter. Erst durch die erste Einatmung bei der Geburt

werden sie lufthaltig. Durch Einstechen von Fäden von der unversehrten Brustwand der Leiche aus überzeugt man sich bei Oeffnung des Thorax, daß die Lungen der Brustwand im unversehrten Zustande unmittelbar anliegen. Wird dagegen der Thorax ohne weiteres geöffnet, so findet man die Lunge auf ein viel kleineres Volum zusammengesunken; sie ist freilich noch etwas lufthaltig und schwimmt daher auf Wasser. Auch im Leben macht eine penetrierende Brustwunde sofort Zurücksinken der Lunge der eröffneten Brustseite, während Luft in die letztere, d. h. in ihren Pleuraraum, eindringt (einseitiger, event. doppelseitiger Pneumothorax). Durch Auspumpen der eingedrungenen Luft kann man die Lunge wieder in den alten Zustand zurückführen, indem sie durch die mit der Atmosphäre kommunizierende Luft ihres Röhrensystems entfaltet wird.

Der Luftdruck ist es also, welcher das ganze Leben hindurch die Lunge entfaltet und an die Thoraxwand angedrückt erhält.

Zur Ausfüllung des Thoraxraumes müssen nicht nur die Lungen, sondern auch Herz und Gefäße beitragen. Auf die Innenwand aller dieser Organe wirkt der Luftdruck, — auf die Lungen direkt durch Kommunikation mit der Luft, auf das Herz indirekt, da der ganze Körper, mithin alle außerhalb des Thorax gelegenen Blutgefäße, unter Luftdruck stehen, also auch der Herzinhalt. Da somit auf alle im Thorax liegenden Hohlorgane der Luftdruck entfaltend wirkt, so werden dieselben ihrer Dehnbarkeit entsprechend ausgedehnt werden; das dehnbarste Organ, die Lunge, trägt daher bei weitem am meisten zur Ausfüllung des Thorax bei, und ist am meisten über das natürliche Volum ausgedehnt, die dickwandigen Herzkammern am wenigsten, sehr merklich dagegen die dünnwandigen Vorkammern und Venenstämme; die hieraus folgende Blutansaugung dieser Organe ist im vorigen Kapitel erörtert. Ferner tragen auch die Weichteile der Thoraxwand selbst, besonders das Zwerchfell, durch Hineinwölbung in den Thorax zur Ausfüllung oder vielmehr zur Verkleinerung desselben bei. Der Spannungszustand aller durch den Luftdruck entfalteten Hohlorgane ist natürlich der gleiche; man bezeichnet ihn gewöhnlich als den „negativen Druck“ oder die „Aspiration“ des Brustkastens. Man kann diese Spannung messen, indem man die Luftröhre durch ein Manometer verschließt und dann den Thorax öffnet: sie beträgt etwa 6 mm Hg = 81 mm H_2O (Donders). Andere Messungsmethoden s. S. 548.

Der Donders'sche Versuch ergibt bei Eröffnung beider Pleuraräume höheren Wert des negativen Drucks, als bei einseitiger (Hermann). Der Grund liegt teils darin, daß die Luft der nicht freigegebenen Lunge durch ihre Komprimierbarkeit einen schädlichen Raum darstellt, teils darin, daß auch das Gewicht der freigegebenen Lungen sich einmischt (Pollack).

Vollständig kann die Elastizität der Lunge nach Eröffnung des Thorax, wie schon erwähnt, deren Luftgehalt nicht austreiben; der Grund liegt ohne Zweifel in den Reibungswiderständen der kollabierten Bronchien. Dagegen läßt sich eine Lunge völlig anektatisch gleich der fötalen machen, wenn man die Luft allmählich durch ein absorbierbares Gas, z. B. Kohlensäure, verdrängt und dann längere Zeit wartet (Hermann). Lungenlappen, welche durch Bronchialverschluß abgesperrt sind, werden nach einiger Zeit anektatisch, wahrscheinlich ebenfalls durch Resorption ihres Gasgehalts. Anektatische Lungen bedürfen wegen der Adhäsion der Bronchialwände sehr hohen Druckes zur Entfaltung (Hermann & Keller).

Die fötale anektatische Lunge füllt den Thorax ohne Zwang aus, d. h. sie weicht bei Oeffnung des Brustkastens nicht zurück und zeigt beim Donders'schen Versuch, s. oben, keine Spannung (Bernstein). Dieser Zustand wird auch durch die erste Atmung nach der Geburt nicht geändert; in der Leichenstellung füllt die Lunge den Thorax ebenfalls noch vollkommen aus, kollabiert nicht bei der Oeffnung und zeigt keinen Donders'schen Druck (Hermann). Aspiration ist also hier nur während der Inspirationen vorhanden. Erst ganz allmählich bildet sich die permanente Aspiration aus, indem wahrscheinlich der Brustkasten schneller wächst als die Lunge, und so das bleibende räumliche Verhältnis entsteht, — beim Menschen anscheinend noch langsamer als bei Säugetieren (Hermann, K. Lehmann).

Wird nach Herstellung von Pneumothorax die Wunde verschlossen, so kann das Tier am Leben bleiben, seine Respiration ist nur weniger ergiebig; am günstigsten ist es natürlich, wenn der Verschluß im Augenblick der Exspiration geschieht (Langendorff & Cohn). Ein nach außen sich öffnendes Ventil in der Wunde befördert die Herstellung des normalen Zustandes (Northrup).

Ueber den Kreislauf in der Lunge und die Wirkung der Thoraxaspiration auf den allgemeinen Kreislauf s. S. 508 f., über die Vasomotoren der Lunge S. 517 f.; der Tonus der Lungenarterien und überhaupt der Einfluß des Nervensystems auf dieselben ist relativ gering (Lichtheim, Bradford & Dean, Knoll). Stauung in den Lungengefäßen erweitert die Alveolen, vermindert aber den respiratorischen Volumenwechsel (v. Basch). — Ueber die glatten Bronchialmuskeln s. unten S. 550.

3. Die Atembewegungen.

Die in den Lungen enthaltene Luft wird beständig partiell erneuert, und zwar durch alternierende Vergrößerung und Verkleinerung des Brustkastens, welchem die Lungen stets folgen müssen; die letzteren verhalten sich also dabei völlig passiv; der Brustkasten ist es, welcher durch seine Verkleinerung (Ausatmung, Exspiration) Luft aus den Lungen verdrängt, und durch seine Erweiterung (Einatmung, Inspiration) neue Luft einsaugt. Ohne Atembewegung könnte die Al-

veolenluft sich nur durch Diffusion von Schicht zu Schicht erneuern; dies wäre aber, bei der Enge der Röhren, ein viel zu langsamer Prozeß.

Die Durchmesser- und Umfangsänderungen des Thorax kann man graphisch registrieren, erstere durch Tasterzirkel, zwischen deren Branchen elastische Hohlkörper eingeschaltet sind (Thorakographen, Stethographen), letztere durch Gürtel mit ähnlicher Einschaltung (Pneumographen, Atmographen). Auch kann man einzelne Punkte des Brustumfanges oder des Zwerchfells auf Triebwerke, welche mit Zeigern verbunden sind (Sibson's und Ransome's Thorakometer), oder auf schreibende Hebelsysteme (Rosenthal's Phrenograph, Riegel's Stethograph) wirken lassen, u. dgl. Zur Aufnahme des ganzen Thoraxprofils dienen Vorrichtungen, welche aus zahlreichen parallelen Stäben bestehen, und sich durch Schwere oder Elastizität mit ihren Enden dem Thorax anlegen. In dieser Stellung werden sie fixiert oder graphisch verzeichnet (Demeny, Eckerlein). Endlich ist die Photographie zur Aufnahme des Thoraxprofils verwendbar (Hasse).

a. Die Inspiration.

Die Inspiration geschieht stets durch Muskelwirkung: es kontrahieren sich das Zwerchfell, die Scaleni und die Intercostales, namentlich die externi. Bei absichtlich oder wegen irgendwelcher Hindernisse verstärkter Inspiration treten noch als akzessorische Inspirationsmuskeln die Serrati postici superiores und die Levatores costarum in Tätigkeit; ob bei höchster Atemnot auch die Sternocleidomastoidei, Pectorales, Serrati antici, ist streitig. Das Zwerchfell erweitert den Brustraum, indem es sich bei seiner Kontraktion abflacht, und seine Ränder von der Brustwand abzieht. Die übrigen Muskeln wirken erweiternd durch Hebung der Rippen; sie haben im Allgemeinen einen Verlauf von hinten und oben nach vorn und unten, und sind an ihrem oberen Ende durch die Wirbelsäule fixiert (die Pectorales, Serrati antici durch festgestellte Teile der oberen Extremität). Der Serratus posticus inferior soll inspiratorisch wirken, indem er die hintersten Insertionspunkte des Zwerchfells fixiert (Henle, Landerer).

Jede Rippe ist vermöge ihrer beiden an zwei Wirbelkörpern und einem Querfortsatze befindlichen Gelenke um eine horizontale Axe drehbar. Die Drehaxen je zweier korrespondierender Rippen konvergieren nach vorn unter Winkeln, die von oben nach unten abnehmen (oben 125°, unten 88°, Volkmann). Jede Rippenhebung, d. h. Drehung um die Axe nach oben, macht die geneigte Ebene, die man sich durch den Rippenbogen gelegt denkt, mehr horizontal, erweitert somit den Thorax im Querschnitte. Die Drehung der Rippen um ihre Axe ist jedoch durch die, freilich nachgiebigen, elastischen Knorpel, durch welche sie mit dem Sternum verbunden sind, auf enge Grenzen beschränkt. Mit jeder Rippenhebung erfolgt daher außer einer Hebung des Sternums auch eine leichte Torsion der Knorpel um ihre Längsaxe. Aus der Lage der Drehaxen folgt ferner (Volkmann), dass die oberen Rippen, deren Axe mehr frontal steht, den Thorax mehr in sagittaler Richtung erweitern, die unteren dagegen, mit mehr sagittaler Axe, mehr in frontaler Richtung.

Die Wirkung einiger Atemmuskeln ist zweifelhaft und streitig, besonders die der Interkostalmuskeln. Zur Aufklärung benutzt man die Wirkung künstlicher Reizung, oder die Messung des Abstandes der Insertionspunkte bei künstlich an der Leiche hervorgebrachter In- und Exspirationsstellung, oder endlich die Wirkung von Klammern, welche an Stelle der Muskeln an der Leiche angebracht werden. Eine alte theoretische Betrachtung (HAMBERGER) ergibt Folgendes: Sind in Fig. 211 RR' und rr' die hinteren (nach vorn absteigenden) Abschnitte zweier benachbarter Rippen in ihrer Ruhestellung, RR'' und rr'' dieselben in der Inspirationsstellung, stellt ferner ab eine Faser der Intercostales externi, cd eine der interni dar, so muß offenbar, wie schon der Augenschein lehrt, der Abstand ab in der gehobenen Stellung ($a'b'$), cd dagegen in der gesenkten, am kleinsten sein. Hieraus folgt umgekehrt, daß Verkürzung von ab beide Rippen heben, von cd dagegen beide senken muß. Am vorderen, zum Sternum aufsteigenden Rippenabschnitt müssen umgekehrt die hier fast allein vorhandenen Interni (Intercartilaginei) inspiratorisch wirken. Diese theoretischen Ableitungen sind durch neuere Versuche an Hunden bestätigt (MASOIN & R. DU BOIS-REYMOND, BERGENDAL & BERGMANN, R. FICK); auch kontrahieren sich die Externi und Intercartilaginei zugleich mit dem Zwerchfell.

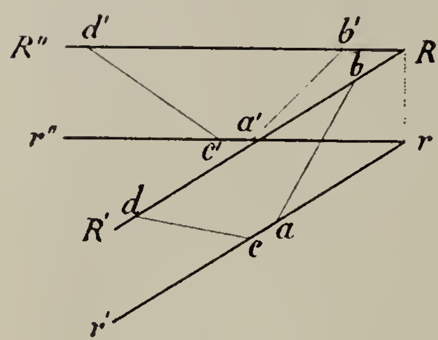


Fig. 211.

Während die Rippenheber den Thorax im Querschnitt erweitern, vergrößert die Zwerchfellkontraktion den Längendurchmesser. Je nachdem die Rippen- oder die Zwerchfellbewegung vorwiegt, unterscheidet man einen Kostal- und einen Abdominaltypus der Atmung. Letzterer Name rührt davon her, daß jede Zwerchfellabflachung die Baucheingeweide nach unten drängt, also die Bauchwand hervorwölbt. Daß der Kostaltypus beim weiblichen, der Abdominaltypus beim männlichen Geschlechte vorwiege, wird vielfach bestritten. Bei tiefer Atmung überwiegt der kostale Anteil (HUTCHINSON), welcher überhaupt leistungsfähiger ist, als der abdominale (SEWALL & POLLARD).

b. Die Exspiration.

Die Exspiration kann rein passiv erfolgen, nämlich dadurch, daß die bei der Inspiration aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Thoraxwandungen nach dem Aufhören der Inspirationskräfte durch Schwere und Elastizität wieder in jene zurückkehren. Die Schwere zieht die gehobenen Rippen wieder herab; die Elastizität der Lungen zieht das Zwerchfell wieder in die Höhe und die Thoraxwände einwärts, die Elastizität der torquierten Rippenknorpel bringt die Rippen wieder in ihre natürliche Lage. Die Exspirationsmuskeln treten beim Menschen nur ausnahmsweise in Tätigkeit (nach Einigen regelmäßig), bei vielen Tieren immer; sie haben im allgemeinen die Richtung von hinten

und unten nach vorn und oben. Die hauptsächlichsten sind die Bauchmuskeln, welche den Bauchinhalt komprimieren und dadurch das Zwerchfell in die Höhe treiben; auch ziehen sie die Rippen nach unten; dasselbe tun die Quadrati lumborum und die Serrati postici inferiores (vgl. jedoch S. 543). Die Rippen werden ferner gesenkt durch die Intercostales interni (s. oben). Wie die Herabziehung der Rippen den Thorax verengt, ergibt sich aus dem oben Gesagten.

c. Mechanische Wirkungen der Atembewegungen.

Die inspiratorische Vergrößerung der Lungen erfolgt nach allen Dimensionen, da jeder Lungenquerschnitt in dem kegelförmigen Brustraum etwas hinabrückt, und ist wegen Ablösung der Zwerchfellränder mit einer Verschiebung der Lungen gegen die Brustwand verbunden. Das Hinabrücken zieht den Bronchialbaum mit, so daß sich der Kehlkopf inspiratorisch senkt.

Die Verschiebung der Pleura pulmonalis gegen die Pleura parietalis kann bei pleuritischen Rauhigkeiten zu Reibungsgeräuschen Anlaß geben.

Den Volumänderungen der Lunge entsprechen ohne weiteres die Volumänderungen ihres Luftgehaltes, wenn man von den unbedeutenden Aenderungen ihres Gefäßkalibers (S. 508) absieht. Jedoch herrscht in den Luftwegen nicht genau der äußere Luftdruck, sondern bei der Inspiration wegen der Saugung ein etwas niedrigerer, bei der Exspiration wegen der Austreibung ein etwas höherer Druck.

Dieser Unter-, resp. Ueberdruck muß notwendig von außen nach innen zunehmen; denn es muß (vgl. **41**, **51**) bei der Inspiration ein Druckgefälle von außen nach innen, bei der Exspiration ein solches von innen nach außen herrschen. Die Druckschwankung in den Luftwegen ist also in den Alveolen am größten, an der Nasenmündung am kleinsten; außerdem hängt sie selbstverständlich von der Energie der Atembewegung und von der Enge der Zugänge (Nasen- und Mundöffnung, für Lungen- und Luftröhre auch Stimmritze) ab, und wird bei Verschluß der letzteren sehr groß, da dann die inspiratorischen Saugungen nichts einsaugen, sondern nur die vorhandene Luft verdünnen kann. Zum Nachweise kann man ein Manometer an eine Trachealkanüle anfügen, oder bei unversehrtem Körper an ein Nasenloch; im letzteren Falle ist die beobachtete Druckschwankung die der Choanengegend. Für die Luftröhre wird der inspiratorische Druck zu etwa —1 mm Hg, der exspiratorische zu +1 bis 3 mm angegeben (Donders).

Das notwendige Korrelat zu dem inspiratorischen Unterdruck in den Luftwegen ist ein inspiratorischer Ueberdruck im Außenraum, wenn derselbe abgeschlossen ist, und entsprechend das Umgekehrte bei der Exspiration. Bringt man ein Tier in einen möglichst kleinen Behälter, dessen Luft mit einem Manometer oder Pantographen kommuniziert, so ist die entsprechende Schwankung leicht zu konstatieren (Hermann).

Ein mit den Luftwegen seitlich kommunizierendes Manometer oder Schreibmanometer (Pantograph) ist auch das bequemste Mittel zur Registrierung der Atem-

bewegung, wenn es nur auf Rythmus und ungefähre Tiefe ankommt, doch sind die Exkursionen klein. Ist das Manometer endständig angebracht, so sind die Druckschwankungen sehr groß; das Tier verfällt aber rasch in Atemnot. Beide Uebelstände werden vermieden, wenn man eine geräumige Flasche (Hering) zwischen Lunge und Manometer einschaltet, und dieser noch eine Seitenöffnung von regulierbarer Weite gibt.

Ueber die höchsten mit dem Atmungsapparat erreichbaren Blase- und Saugedrücke gehen die Angaben sehr auseinander; es scheint, daß erstere bis über $^1/_5$, letztere bis über $^1/_3$ Atm. gehen können. In komprimierter Luft ist der maximale Exspirationsdruck erhöht, in verdünnter erniedrigt (Person), eine noch unerklärte Tatsache. Beim Kaninchen ist die Saugkraft größer als die Druckkraft (Seelig). Mit Müller'schen Ventilen (S. 531 f.) kann man künstliche regulierbare Widerstände einführen; ein Widerstand von 2 bis 5 mm Hg wirkt beim Menschen schon sehr ermüdend (Langlois & Richet). Ueber Saugen mit den Mundwerkzeugen s. Kap. XI.

In den Druckkurven der Atmungswege sieht man oft kleine Zäckchen von kardialem Rythmus (Ceradini). Diese sog. „kardiopneumatische Bewegung" rührt wahrscheinlich davon her, daß das von den Lungen dargestellte Luftkissen durch den Herzschlag erschüttert wird (Landois).

Die Veränderungen des Luftgehaltes, d. h. die in- und exspirierten Volumina sind äußerst variabel, und beim Menschen schwer zu bestimmen, weil jede Aufmerksamkeit auf die Atmung deren Größe und Rythmus verändert. Der Volumwechsel der Lunge betrifft hauptsächlich die Alveolen. Gewöhnlich ist die Volumschwankung (die sog. Respirationsluft) klein, und wird auf 500 (nach Andern nur 250) cm³ geschätzt; man kann nach der gewöhnlichen Einatmung noch ein großes Volum, die sog. Komplementärluft, inspirieren, und ebenso nach gewöhnlicher Ausatmung noch eine große Menge, die Reserveluft, exspirieren, wie das folgende Schema verdeutlicht. Beide Volumina betragen etwa je 1600 cm³ (Hutchinson). Am sichersten läßt sich die Summe dieser drei Volumina

Zustand tiefster Inspiration		
	Komplementärluft (1600)	
„ gewöhnlicher Inspiration		
	Respirationsluft (500)	Vitalkapazität (3700)
„ gewöhnlicher Exspiration		
	Reserveluft (1600)	
„ tiefster Exspiration		
„ des Kollapses nach Eröffnung des Thorax	Kollapsluft	Residualluft (800)
	Minimalluft	
„ der Anektase		

bestimmen, d. h. das größte Volum, welches man ein- oder ausatmen kann: die sog. Vitalkapazität der Lungen (nach obigen Schätzungen etwa 3700 cm³). Die nach tiefster Ausatmung noch in den Lungen vor-

handene Luftmenge heißt die Residualluft (Hutchinson); ihre Menge wird äußerst verschieden angegeben (s. unten). Man kann zwei Anteile derselben unterscheiden: denjenigen, welcher durch Kollabieren der Lungen nach Eröffnung des Thorax entweichen würde: die Kollapsluft, und denjenigen, welcher nicht entweichen kann (S. 542): die Minimalluft (Hermann).

Zur Messung der Atmungsvolumina, besonders der Vitalkapazität, wird gewöhnlich das Spirometer (Hutchinson) benutzt: ein zylindrisches, durch Wasser gesperrtes Glockengasometer (etwa wie *S*, Fig. 209); die Steighöhen der Glocke, an einer Teilung ablesbar, sind hier den Volumen proportional. Man kann das Spirometer oder ähnliche Apparate auch auf einer Fläche zeichnen lassen, und so Volumkurven der Atmung gewinnen (Aëroplethysmographie). Die Vitalkapazität ist namentlich von der Körper- und Thoraxgröße, sowie von der Muskelentwicklung, daher von der Beschäftigung, abhängig; als Mittelwert wird 3770 cm^3 angegeben (Arnold).

Zur Bestimmung der Residualluft sind u. a. folgende Methoden verwendet worden: 1) Bestimmung des Luftgehaltes der Leichenlunge im komprimierten Thorax, durch Zubinden der Luftröhre, Herausnehmen der Lunge, Wägung und Volummessung derselben (Hermann & B. Jacobson): dies Verfahren ergibt nur ungefähre Werte, um 900 ccm. 2) Nach tiefer Exspiration wird die Lunge mit einem gemessenen Volum Wasserstoffgas in Verbindung gebracht, und nach 6—10maligem Hin- und Heratmen der Wasserstoffgehalt des Gases bestimmt, woraus sich die Residualluftmenge berechnen läßt (H. Davy); es existiert nur eine Bestimmung von Davy an sich selbst, zu 672 cm^3; da beim Versuch starke Dyspnoe eintritt, ist folgende Modifikation besser: 3) Die Lungenluft wird durch längere Wasserstoffatmung wasserstoffhaltig gemacht, und, nach tiefer Exspiration in ein Spirometer A, mit einem zweiten Spirometer B in Verbindung gebracht, welches ein bekanntes Luftvolum enthält; nach mehrmaligem Hin- und Heratmen ergibt sich das Residualvolum aus den Wasserstoffgehalten der Gase in A und B (Hermann & Berenstein); dies Verfahren, bei welchem jede Dyspnoe vermieden wird, ergab im Mittel zahlreicher Versuche 800 cm^3 für Männer, allgemein $^1/_4$—$^1/_5$ der Vitalkapazität. 4) Die Person wird in einem Behälter luftdicht eingeschlossen; durch Saugen am Behälter bei unverändertem Thoraxstande entleert die Lunge passiv in ein mit ihr verbundenes, mit eingeschlossenes Spirometer ein Luftquantum, aus welchem sich, wenn die Druckverminderung bekannt ist, das Luftvolum der Lunge, also bei tiefster Exspirationsstellung die Residualluft, berechnen läßt (Pflüger): solche Versuche ergaben im Mittel 500 cm^3; ihre Schwierigkeit besteht in der Aufgabe, den Thorax unverändert zu halten. 5) Die Methoden, bei welchen in tiefster Exspirationsstellung aus einem in starre Wände eingeschlossenen Luftquantum inspiratorisch gesogen, und aus der eintretenden Druckverminderung das Residualvolum berechnet wird, gaben meist unbrauchbare Resultate, weil die Vergrößerung des Thoraxvolums nicht genau bekannt war; wird letztere durch Einschließung des Körpers in eine Art Plethysmograph direkt bestimmt, so erhält man als Wert der Residualluft etwa die Hälfte bis ein Drittel der Vitalkapazität (Gad, Schenck), was anscheinend zu viel ist. — Bestimmungen der Kollapsluft sind nicht bekannt, solche der Minimalluft nur für Tiere (Lehmann, Kochs). Im obigen Schema ist für die Residualluft der nach dem Verfahren 3) gefundene Betrag gewählt.

Nach dem Schema würde bei gewöhnlicher Atmung die Lungenluft abwechselnd 2400 und 2900 cm³ sein, d. h. der Ventilationskoëffizient etwas über $^1/_6$ des inspiratorischen Volums betragen; bei der tiefsten möglichen Atmung wechselt das Volum zwischen 800 und 4500 cm³, d. h. um etwas mehr als $^4/_5$ des inspiratorischen Volums.

Direkte Bestimmungen des Ventilationskoëffizienten hat man durch Einatmung von Wasserstoffgas versucht. Daß der Wechsel der Alveolenluft geringer ist, als der Luftwechsel im Ganzen, zeigt sich darin, daß ein Teil des eingeatmeten Gases gleich bei der folgenden Exspiration rein entleert wird, also zur Erneuerung der Alveolenluft nicht beiträgt (Gréhant). Die letzte Spur von 500 cm³ eingeatmeten Wasserstoffs ist nach dem 6. bis 10. Atemzuge entleert (Gréhant).

Da in den ersten Lebenstagen die Lunge den eröffneten Thorax ganz ausfüllt (S. 542), so fehlt dem Neugeborenen die Kollapsluft, oder es ist für ihn Residualluft = Minimalluft. Da hiernach die Lunge bei jeder Exspiration nahezu luftleer wird, so ist der Ventilationskoëffizient des Neugeborenen ungemein groß, seine Lufterneuerung nahezu integral (Hermann).

Der negative Druck im Brustkasten wird durch jede Einatmung vergrößert (besonders an den Körpervenen erkennbar), durch jede Ausatmung vermindert. Erfolgt aber eine Exspirationsanstrengung bei geschlossener oder stark verengter Stimmritze (Schreien, Bauchpresse), so wird der Thoraxdruck positiv; die Wirkungen dieses Vorgangs auf die Venen sind S. 509 angegeben. Ueber respiratorische Wirkungen auf die Arterien s. S. 508 f.

Der Betrag der Oszillationen des negativen Drucks kann an Leichen nur annähernd bestimmt werden, indem man ihnen künstlich In- resp. Exspirationsstellungen gibt, und dann den Donders'schen Kollapsdruck (S. 541) mißt (Heynsius). Am Lebenden hat man mit Schlundsonden den Druck im Brustteil des Oesophagus bestimmt (Schreiber, Luciani, Rosenthal), welcher aber wegen der Elastizität der Schlundwand nicht genau dem Pleurahöhlendruck gleich sein kann; man fand am Menschen für tiefe Exspiration 3—4 $^1/_2$, für tiefe Inspiration 7 $^1/_2$—9 mm Hg negativen Druck. Direkt in den Pleuraraum mit Stichkanülen eingeführte Manometer zeigten am Hunde exspir. 5,7—6,6, inspir. etwa 3,1 mehr (v. d. Brugh), am Menschen exspir. 2,5—3,3, inspir. 4,2—5,1 (Aron).

An Kehlkopf, Luftröhre und Brust hört man, namentlich bei der Inspiration, Atmungsgeräusche, welche an den ersteren einen hauchenden (bronchialen), an der Lunge einen schlürfenden oder zischenden (vesikulären) Charakter haben, erstere dem Laut h oder ch, letztere dem w oder f ähnlich.

Nur die Säugetiere haben ein die Brusthöhle gegen den Bauch abschließendes muskulöses Zwerchfell; trotzdem findet bei den Vögeln wegen des fast das Becken erreichenden Thorax eine Entfaltung der Lungen durch inspiratorische Thoraxwirkung statt. Von anderen Wirbeltieren sei hier nur die Atembewegung des Frosches erwähnt. Hier erfolgt die Inspiration durch Hineintreiben der Mundhöhlenluft in die Lungen, wozu die Nasenlöcher geschlossen werden und die Kehlmuskulatur sich kontrahiert. Während

die Lungen bei geschlossener Stimmritze ihre Luft behalten (bei offener Glottis entleeren sie sich durch elastische Kräfte), kann die Mundluft bei offenen Nasenlöchern sich durch das Spiel der Kehlmuskulatur erneuern: die Lungen kommunizieren nie direkt mit der Luft.

4. Die zuleitenden Luftwege und die Bronchien.

Oberhalb des Kehlkopfs setzt sich der Respirationskanal, unter Kreuzung mit dem Digestionskanal, in das Cavum pharyngonasale, die Choanen und die Nasenhöhle fort. Durch die Mundhöhle wird nur ausnahmsweise geatmet; Pferde und Schweine können durch den Mund überhaupt kaum atmen, weil die Epiglottis höher steht als das Gaumensegel (Bowles), noch mehr ist dies bei den Cetaceen der Fall; Pferde sollen auf Alpenpässen bald zu Grunde gehen, wenn sie durch das Maul atmen müssen. Der ganze Respirationskanal besitzt eine nach außen gerichtete Flimmerbewegung, welche für die Herausbeförderung von Staub, Ruß, Schleim aus der Lunge von großer Bedeutung ist. Auch sonst ist der Zuleitungskanal reich an Schutzvorrichtungen für die Lunge, so das Geruchsorgan, die Verschlußvorrichtung der Stimmbänder (Mechanismus s. S. 198), die Entleerungsbewegungen des Niesens, Hustens, Räusperns etc., endlich die Vorwärmung und Befeuchtung der Luft in dem langen Kanal (vgl. S. 529 f.).

Der beste Beweis für die Schutzfunktion des Kehlkopfs ist die Tatsache, daß Säugetiere nach Durchschneidung beider Vagi durch Lungenentzündung in 24—48 Stunden sterben. Die einzige Ursache ist das Eindringen von Futter und Speichel wegen der Unempfindlichkeit des Kehlkopfes und des Wegfalls des Schließungsreflexes (Traube, O. Frey, Pawlow).

Befördert wird das Eindringen durch die gleichzeitige Schlucklähmung, ja diese ist entscheidend, denn wenn eine Schlundfistel angelegt und die Tiere durch eine Magenfistel ernährt werden, so bleiben sie gesund (Pawlow); nur muß wegen Magenstörungen durch den Vagusausfall (S. 567) die Fütterung mit Auswahl geschehen. Diese Tatsache widerlegt (noch besser als die Erhaltung der Tiere durch Atmung mittels Luftröhrenkanülen, oder nach Durchschneidung unterhalb der Kehlkopfäste) alle anderen Erklärungen der Vaguspneumonie, z. B. aus angeblichen vasomotorischen Beziehungen des Vagus zur Lunge (S. 518) oder trophischen zum Herzen (S. 493). Daß auch ohne Fisteln die Tiere am Leben bleiben, wenn beide Vagi in einem Intervall von 45 Tagen durchschnitten werden (Nikolaides), wird bestritten.

Räuspern und Husten sind reflektorische, mit Schall verbundene Sprengungen der verengten resp. geschlossenen Stimmritze; hierdurch können Schleim und Fremdkörper herausgeschleudert werden. Ein ähnlicher, jedoch noch nicht völlig aufgeklärter Vorgang ist das Niesen. Die respiratorischen Luftströme im Zuleitungs-

apparat werden in mannigfachster Weise zu anderen Zwecken verwendet, beim Hauchen, Schnäuzen, Gurgeln, Blasen, Saugen, Singen, Sprechen.

Bei der Einatmung erweitern sich bei vielen Tieren die Nasenlöcher, ferner, und zwar auch beim Menschen, die Stimmritze. Sehr dunkel ist die Bedeutung der glatten Bronchialmuskeln.

Das Spiel der Nasenlöcher, besonders bei Kaninchen auffallend, kommt beim Menschen nur in der Dyspnoe und im ersten Lebensalter vor; es erfolgt durch die Levatores alae nasi und die Faciales. Auch die Stimmritzenbewegung fehlt oft (bei etwa $^1/_5$ der Personen, Semon); sie erfolgt reflektorisch durch die Stellungsänderungen des Brustkastens (R. du Bois-Reymond & Katzenstein). — Hinsichtlich der Bronchialmuskeln ist Folgendes ermittelt. Reizung der peripherischen Vagusenden macht eine eben nachweisbare Verkleinerung des Lungenvolums (Schiff, Gerlach u. A.); stärkere Reizung macht bei manchen Tieren Volumvergrößerung, es sind also auch erweiternde Fasern für die Bronchien vorhanden (Roy & Brown, Sandmann, Brodie & Dixon). Treibt man Luft durch die an der Oberfläche mit Löchern versehene Lunge (Mac Gillavry) oder in die unversehrten Lungen unter gemessenem Druck (Einthoven, Lazarus), so vermehrt Vagusreizung deutlich den Widerstand. Vielleicht sind die verengernden Kontraktionen nicht allgemein, sondern wechseln peristaltisch ihre Stelle, woraus sich der geringe Einfluß auf das Volum erklären würde (Mac Gillavry). Durchschneidung der Vagi vergrößert das Lungenvoum, die Muskeln haben also einen Tonus; die zentripetalen Vagusfasern wirken auf beide Fasergattungen reflektorisch (Roy & Brown).

Bei der Schildkröte ist die glatte Lungenmuskulatur stark entwickelt, und auch ein Mantel von quergestreiften Fasern vorhanden; hier sollen die Lungen selbständige Atembewegungen machen können, welche vom Vagus vermittelt sind; derselbe wirkt sehr kräftig verkleinernd (Fano & Fasola).

5. Der Rythmus und die Innervation der Atembewegungen. Die Erstickungserscheinungen.

a. Der Rythmus der Atmung.

Die Atembewegungen erfolgen unwillkürlich, daher auch bei Schlafenden und Betäubten. Der Wille kann Frequenz und Tiefe beliebig variieren, auch, freilich nur auf kurze Zeit, die Bewegung unterdrücken. Die durchschnittliche Frequenz ist beim Erwachsenen 18—20 p. min.

In frühem und spätem Lebensalter, beim weiblichen Geschlecht, bei erhöhter Temperatur, bei Muskelanstrengungen, während der Verdauung, bei Gemütsbewegungen, nach einer zeitweisen Unterdrückung (also etwa bei denselben Momenten, welche die Pulsfrequenz erhöhen), sind die Atembewegungen häufiger, beim Neugeborenen 50—70. Im allgemeinen kommt in jedem Zustande auf 4 Herzkontraktionen eine In- und Exspiration.

Der Einfluß der Affekte betrifft nicht bloß die Frequenz, sondern oft auch Tiefe und Form der Atembewegung; letztere bewirkt zuweilen charakteristische Töne oder Geräusche im Zuleitungsrohre. So sind mit Schallerscheinungen verbunden: die schnell

aufeinander folgenden Inspirationen des Schluchzens, die tiefe Inspiration mit folgender kräftiger Exspiration beim Seufzen, die langsame und anhaltende In- und Exspiration durch den krampfhaft geöffneten Mund beim Gähnen, die stoßweise unterbrochene Exspiration des Lachens u. s. w.

b. Das Atmungszentrum und seine Erregung.

Das Zentralorgan für die Atembewegungen liegt im Kopfmark; Verletzung der betr. Stelle hebt sogleich die Atmung auf und ist für Warmblüter tödlich (Flourens); man hat sie daher als „Lebensknoten" bezeichnet. Näheres über ihre Lage s. S. 288 f.

Die motorischen Atmungsnerven (Phrenici, Intercostales, Thoracici etc.) entspringen jedoch aus dem Rückenmark. Hohe Rückenmarksdurchschneidung hebt daher ebenfalls die Atmung auf, durch Trennung der Verbindungsstränge vom Atmungszentrum.

Unter günstigen Umständen, z. B. nach Darreichung von Strychnin, ferner an Neugeborenen, sieht man auch an so operierten Tieren noch schwache automatische Atmung und dyspnoische und reflektorische Beeinflussung derselben; namentlich wenn man das Tier durch künstliche Atmung so lange am Leben erhält, bis das Rückenmark sich von seiner Erschütterung erholt hat (vgl. S. 264). Die Neuronzellen der Atmungsnerven, welche vom Atmungszentrum ihre Antriebe empfangen, können also unter Umständen selbständig arbeiten, und werden daher wohl auch als spinale Atmungszentra bezeichnet (P. Rokitanski, v. Schroff, Langendorff, Wertheimer). Auch bei Insekten können abgeschnittene Hinterleibssegmente noch atmen vermöge ihres Bauchstranganteils (Luchsinger, Langendorff). Jedoch scheint es nicht gerechtfertigt, die Impulse zur normalen Atmung den spinalen Zentren, und dem Kopfmark nur regulatorische Einwirkung zuzuschreiben. Namentlich wird die Angabe, daß die spinale Atmung das Leben unterhalten könne (Wertheimer), vielfach bestritten (Girard, Bienfait). — Die Verbindungsfasern zwischen Atmungszentrum und den Niveau's der Atmungsnerven liegen größtenteils im ventralen Teil der Seitenstränge (Rothmann).

Die Tätigkeit des Atmungszentrums wird höchst evident durch das Atmungsbedürfnis beeinflußt (Rosenthal). Wird künstlich durch Lufteinblasungen das Blut möglichst arteriell gemacht, so hört die selbständige Atmung auf (Apnoe). Umgekehrt wird die Atmung vertieft, und es beteiligen sich immer mehr akzessorische, besonders inspiratorische Atemmuskeln (Dyspnoe), wenn aus irgendwelchem Grunde die Venosität des Blutes zu groß ist, z. B. bei Vergeblichkeit der Atembewegungen wegen Pneumothorax, Verschluß der Luftwege, oder bei Sauerstoffmangel im Atmungsraum. Die dyspnoische Atmung ist zweckmäßig: sie kann das Blut auf die normale Beschaffenheit bringen; bei weiterer Zunahme der Venosität des Blutes geht sie jedoch in allgemeine klonische und tetanische Krämpfe (Erstickungskrämpfe) über, welche auf immer weiterem Umsichgreifen der Erregung im Kopf- und Rücken-

mark beruhen. Zu diesen Erregungserscheinungen gehört auch der allgemeine Gefäßkrampf (S. 520 und 521), die Pulsverlangsamung (S. 492), ferner die Erweiterung der Pupille (S. 396). Bei immer fortschreitender Venosität des Blutes tritt schließlich allgemeine Lähmung (Erstickung, Asphyxie, Suffokation) ein, weil der Sauerstoffmangel alle Organe unerregbar macht, so daß die vorhandenen dyspnoischen Reize nicht mehr wirken. Ihr Fortbestand zeigt sich jedoch darin, daß bei Wiederzufuhr von Sauerstoff die ersten Erscheinungen dyspnoische Erregungserscheinungen sind.

Die Apnoe, welche man auch an sich selbst durch eine Reihe schneller und tiefer Inspirationen hervorrufen kann, beweist, daß auch die gewöhnliche Atmung durch den Reiz des Atmungsbedürfnisses (s. unten) hervorgerufen wird. Der Angriffspunkt dieses Reizes ist das Atmungszentrum selbst, und nicht, wie Manche behauptet haben, die peripherischen Enden seiner sensiblen Nerven, denn die Atmung besteht noch fort, wenn alle zum Atmungszentrum tretenden zentripetalen Nerven durchschnitten sind (Rosenthal); die Atmung ist also kein Reflexakt.

Auch für die sog. spinalen Atmungszentra (s. oben) könnte ein gewisser Grad von Dyspnoe, hervorgebracht durch den Wegfall des eigentlichen Zentrums, die selbständige Tätigkeit unterhalten.

Noch sicherer wird die nicht reflektorische Natur der Atmung dadurch bewiesen, daß auch lokale Hirndyspnoe dyspnoische Atmung und Erstickungskrämpfe bewirkt. Unterbindet man nämlich alle vier Hirnarterien, so verfällt das Tier in Dyspnoe, Krämpfe und wird asphyktisch (Kussmaul & Tenner). Die Ursache liegt in dem gestörten Gaswechsel der Hirnsubstanz (Rosenthal); daß nicht die Anämie an sich die Krämpfe macht, wird dadurch bewiesen, daß Hemmung des venösen Abflusses die gleiche Wirkung hat (Hermann & Escher). Die Atmungszentra reagieren also auf den dyspnoischen Zustand mit immer stärkerer Erregung. Auch die erste Atmung des Neugeborenen wird hauptsächlich durch Dyspnoe infolge der Unterbrechung der bisherigen Plazentaratmung bewirkt (Schwartz); ob auch Hautreize dabei eine Rolle spielen, ist streitig. Zur fötalen Apnoe trägt auch eine geringere Erregbarkeit des Atmungszentrums und möglicherweise die relative Muskelruhe und die Untertauchung im Fruchtwasser (S. 555) bei. Die Verblutungskrämpfe (S. 523), sowie die Krämpfe durch Herzstillstand (nur bei Warmblütern) haben den gleichen Ursprung.

Welches die eigentlich erregende Substanz ist, ist noch zweifelhaft. Man muß annehmen, daß sie ein Stoffwechselprodukt des Gehirns, oder

vielleicht der Gewebe überhaupt, ist, welches durch die normale Blutzirkulation entweder weggeführt oder zerstört wird. In erster Hinsicht könnte z. B. an die Kohlensäure, in letzterer an Zerstörung und Sättigung durch den zugeführten Sauerstoff gedacht werden. Man drückt diese Alternative meist so aus, ob die normale Atmung, resp. die Dyspnoe, durch Kohlensäureanhäufung oder durch Sauerstoffmangel unterhalten werde.

Ersteren Zustand erreicht man für sich durch Einatmung einer stark mit CO_2 versetzten, aber normal O-haltigen Luft (L. Traube, Rulot, Kropeit u. A.), letztere durch Einatmung indifferenter O-freier Gase, z. B. N_2, H_2 (Rosenthal); beide Fälle bewirken Dyspnoe; daß sie wirklich den vorausgesetzten Mischungszustand der Blutgase hervorbringen, ist durch direkte Untersuchung der letzteren festgestellt (Pflüger & Dohmen); namentlich wurde früher bezweifelt, ob nicht wegen der S. 534 erwähnten Umstände die N_2- oder H_2-Atmung außer O_2-Mangel auch CO_2-Anhäufung bewirke, was aber nicht der Fall ist. Immerhin bleibt der Schluß, daß sowohl die Anhäufung der CO_2, als der Mangel an O_2 im Gehirn dieselbe Erregung herbeiführe, unbefriedigend. Man könnte daran denken, daß doch in allen Fällen die CO_2 das erregende Moment wäre, ihre Wirkung aber durch Sauerstoffmangel gesteigert wird (ähnlich wie die Wirkung des Strychnins), so daß sie nunmehr schon bei normalem CO_2-Gehalt eintritt (Hermann). Die Kohlensäure bewirkt auch reflektorisch von den oberen Luftwegen aus durch Vermittlung der Vagi Vertiefung der Inspirationen (Berns, Gad). Auf hohen Bergen ist durch Kohlensäureentziehung (Akapnie) die Atmung vermindert (A. Mosso).

In der Apnoe ist der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes in der Tat vermehrt, der des venösen aber vermindert (Ewald); letzteres wahrscheinlich durch Verminderung der Stromgeschwindigkeit infolge bedeutender Herabsetzung des arteriellen Blutdrucks (Pflüger). Jedoch ist die Sauerstoffvermehrung nicht die Ursache der Apnoe, sondern die Kohlensäureverminderung; denn ein reinen Sauerstoff atmendes Tier wird nicht apnoisch, obwohl sein Blut stark erhöhte O-Tension hat (Fredericq). Einige Autoren (Brown-Séquard, Gad, Knoll) sehen das Wesentliche der Apnoe in Hemmungswirkungen seitens der aufgeblasenen Lunge, weil Tiere mit durchschnittenen Vagis nicht apnoisch gemacht werden können, was aber von Anderen bestritten wird. Am schönsten beweist folgender Versuch, daß Apnoe und Dyspnoe nur von Einwirkungen auf die Hirnsubstanz selbst, und nicht von solchen auf peripherische Nerven herrühren: Läßt man das Karotidenblut eines Tieres A durch den Kopf eines anderen B strömen, und umgekehrt dasjenige von B durch den Kopf von A, so macht Trachealverschluß bei A Dyspnoe bei B, dessen verstärkte Atmung nun ihrerseits A in Apnoe versetzt (Fredericq). In der Apnoe scheint auch die Erregbarkeit des Atmungszentrums, und nicht bloß der Reiz, vermindert zu sein; denn die Atmung beginnt erst dann wieder, wenn das arterielle Blut dunkel wird (Franz), und wenn an Herz, Gefäßen und Darm dyspnoische Erscheinungen auftreten (Knoll).

In der Dyspnoe werden nicht allein die gefäßverengernden, sondern auch die erweiternden Nerven erregt, in manchen Gebieten tragen letztere den Sieg davon: ferner zahlreiche Absonderungs-, z. B. die Schweißnerven; endlich auch beide Gattungen der regulatorischen Herznerven (Dastre & Morat). Ueberhaupt kann die Dyspnoe als ein allgemeiner starker Reiz nicht nur für sämtliche Zentralorgane, sondern

anscheinend für alle erregbaren Organe überhaupt betrachtet werden, auf welchen sie in der Reihenfolge ihrer Erregbarkeit reagieren, z. B. diejenigen des Kopfmarks früher als die des (isolierten) Rückenmarks, noch später die peripherischen Organe (Darm, Uterus, Gefäße im nervös isolierten Zustande; vgl. S. 521 und die Kapitel über Blase, Darm, Uterus etc.). Der dyspnoischen Blutdrucksteigerung wird eine günstige Wirkung hinsichtlich der Erhaltung der Herztätigkeit zugeschrieben (Konow & Stenbeck).

Bei der Erstickung geht den letzten („terminalen") Atemzügen ein längerer, noch nicht aufgeklärter Atmungsstillstand vorher (Högyes, S. Mayer). Die Erstickungserscheinungen sind wesentlich anders, wenn der O-Mangel sehr allmählich eintritt; die Dyspnoe ist dann geringer, die Krämpfe bleiben aus, der Körper wird allmählich kühler (vgl. auch Kap. XIII), die Leistungsfähigkeit vermindert, die Gefäße sind erschlafft und mit dunklem Blute erfüllt (Zyanose). Im abgeschlossenen Luftraum wird der Sauerstoff bis auf geringe Reste verzehrt. Ueber Erstickungsblut vgl. S. 528, über Stoffwechselveränderungen durch chronische Atemnot Kap. XII.

Bei Hirn- und Herzkranken kommt zuweilen ein eigentümliches periodisches Aussetzen der Atmung vor, wobei jede Respirationsreihe mit einer tiefen Inspiration beginnt (Cheyne-Stokes'sches Phänomen). Da sich künstlich, durch Gifte, Vagusreizung (Langendorff), starke Abkühlung (Wertheimer), Ernährungsstörungen und Verletzungen in der Nähe des Atmungszentrums, ähnliche Erscheinungen hervorrufen lassen, so liegt wahrscheinlich eine Schädigung des unbekannten die Rythmik bedingenden nervösen Mechanismus vor, welche an die Gruppenbildung bei verletzten Herzen (S. 499) erinnert (Luciani u. A.). Manche Tiere haben diesen Atmungsmodus normal, z. B. die Schildkröte (Fano), andere im Winterschlaf (Bongers, Delsaux u. A.). Auch am schlafenden Menschen wechselt die Atmungstiefe periodisch (Mosso).

Die Wärme erregt das Atmungszentrum stark: sie macht die sog. Wärmedyspnoe oder Wärmepolypnoe, d. h. eine starke Beschleunigung (bis 400 p. min., Richet), und schließlich allgemeine Krämpfe. Die Wirkungen treten auch ein, wenn das Kopfmark durch Einlegen der Karotiden in sogenannte Heizröhren isoliert erwärmt wird (Fick & Goldstein, v. Mertschinski). Andere leiten die Wärmedyspnoe von Erregung sensibler Nerven her (Sihler, Richet). Bemerkenswert ist, daß Hitze bei künstlicher Respiration die Apnoe verhindert (Ackermann); eine ähnliche Erregung des Atmungszentrums machen die Brechmittel (Hermann & Grimm).

Die Verstärkung der Atmung durch Muskelanstrengung ist nicht dyspnoischer Natur (das Blut ist weniger venös als normal), sondern durch ein chemisches Produkt der Muskeln bewirkt (Zuntz & Geppert). Das Blut eines angestrengten Hundes, in die Gefäße eines anderen transfundiert, macht letzteren dyspnoisch (Mosso). Jedoch wird auch Beteiligung zentripetaler Nerven an der Arbeitsdyspnoe behauptet.

Nervöse Einflüsse auf das Atmungszentrum.

Obwohl automatisch tätig, wird das Atmungszentrum doch von den verschiedensten Körperbezirken aus in seiner Tätigkeit beeinflußt. Die schon erwähnten Einflüsse des Willens und der Gemütsbewegungen beruhen auf den Verbindungen des Zentrums mit den Großhirnhemisphären. Aber auch unwillkürlich (reflektorisch) wird die Atmung durch die mannigfachsten Empfindungsreize verändert: vertieft, verflacht, angehalten,

verlangsamt, beschleunigt, oder in Form des Hustens, Niesens etc. modifiziert. Hautreize können bei Scheintod Atembewegungen hervorrufen.

Am mächtigsten sind diese Einwirkungen bei den sensiblen Nerven des Atmungsapparates selbst, vor allem beim Vagus. Durchschneidung eines oder beider Vagi verlangsamt und vertieft die Atmung, schwache Reizung der zentralen Vagusenden beschleunigt sie. Der Erfolg starker Reizung ist unbeständig, meist Stillstand in Erschlaffung (passive Exspiration), häufig aber inspiratorischer Stillstand. Auch aktive Exspiration kommt vor; von den Aesten des Vagus macht besonders der Laryngeus superior bei Reizung exspiratorischen Stillstand (Rosenthal). Diese Erscheinungen deuten darauf, daß der Vagus sowohl beschleunigende, als auch verlangsamende und hemmende Fasern enthält, daß ferner erstere tonisch erregt sind. Durch Kollabieren einer Lunge fällt der Tonusanteil ihres Vagus fort; der beständige Reiz hängt also mit dem Dehnungszustande zusammen (Loewy, Head).

Auch andere Nerven des Atmungskanals wirken ein. Reizung der Nasenschleimhaut macht exspiratorischen Stillstand (Hering & Kratschmer), sowohl durch Vermittlung der Trigemini als auch der Olfactorii (Gourewitsch, Beyer).

Es gibt kaum einen sensiblen Bezirk, von dem nicht Einwirkungen auf die Atmung nachgewiesen wären. Außer den schon genannten seien noch angeführt: das Gebiet der Sehnerven in ihrem zerebralen Verlauf (Martin & Booker, Christiani), die Hornhaut (Guttmann), die Bauch- und Brusthaut (Stillstand beim Untertauchen in Wasser, Rosenthal & Falck, Brouardel & Loye), das Zwerchfell (der Phrenikus führt sensible Fasern, welche u. a. auf die Atmung wirken, Schreiber; v. Anrep & Cybulski; Mislawsky), das Herz und die Aorta (François-Franck), die Baucheingeweide (Reizung des Splanchnikus macht exspiratorischen Stillstand, Pflüger & Graham). Auch vom Halssympathikus (Consiglio, Hamburger), sowie vom peripherischen Vagusende (Doyon) sind Einwirkungen auf die Atmung behauptet, welche bisher nicht aufgeklärt sind.

Die meisten dieser Einwirkungen sind hemmend, jedoch ist dies wohl nur die gröbere Folge starker Reize, und die feineren Einwirkungen bestehen vermutlich in komplizierten Modifikationen der Atmung, welche durch die der Natur nicht entsprechende künstliche Reizung der Nervenstämme nicht erhalten werden können; z. B. macht die Reizung der zentralen Stümpfe der sensiblen Nerven des Kehlkopfs keineswegs Husten, oder die der Nasennerven Niesen. Dieser Umstand erklärt es, daß der eigentliche regulatorische Mechanismus der Atemreflexe, besonders die Wirkung der Vagi, noch in vielen Punkten streitig ist. Ebenso streitig sind die Bedingungen, von denen es abhängt, ob die Reizung beschleunigend oder verlangsamend, in- oder exspiratorisch wirkt und wie die verschiedenen Fasern auf den Stamm und die Aeste verteilt sind. Auf die zahlreichen Arbeiten dieses Gebietes kann hier nicht eingegangen werden, zumal die Tetanisierung des ganzen Vagus ein sehr grober Versuch ist, während die natürliche regula-

torische Vaguswirkung höchstwahrscheinlich auf temporärer Erregung einzelner Fasern beruht.

Fruchtbarer erscheinen die Versuche über Reflexe von den natürlichen Enden, d. h. von den Atmungsorganen aus, deren Abhängigkeit vom Vagus und seinen Aesten durch Durchschneidungsversuche geprüft werden kann. Experimentell festgestellte, nach Durchschneidung der Vagi wegfallende Reflexe sind namentlich folgende. Stimmritzenverschluß und Husten kann nicht allein vom Kehlkopf, sondern auch, wenn auch nicht so leicht, von Trachea, Bronchien und Pleura aus, durch jede Art von Reiz, z. B. durch reizende Dämpfe, hervorgerufen werden (Nothnagel, Kohts u. A.). Im Kehlkopf wirkt Reizung der Stimmbänder selbst wenig hustenerregend; der wirksamste Punkt ist ein der Glottis respiratoria angehörender Teil der Gießbeckenknorpel. Aufblasung der Lunge wird durch eine Exspiration, Ansaugung durch eine Inspiration beantwortet, so lange die Vagi erhalten sind (Hering & Breuer); man hat diesen Versuch im Sinne einer „Selbststeuerung der Atmung" gedeutet, was jedoch nur dahin verstanden werden kann, daß die Vagi einen gewissen mittleren Dehnungszustand der Lunge zu erhalten tendieren. Das Alternieren von In- und Exspirationsstellung bleibt ja auch nach Durchschneidung der Vagi bestehen. Es mag noch erwähnt werden, daß nach Entfernung der vorderen Hirnteile Einzelreize, welche die Vagi treffen, je nachdem sie in In- oder Exspirationsstellung des Thorax fallen, Ex- resp. Inspiration bewirken (Marckwald & Kronecker). Nach neuerer Angabe (Asher & Lüscher) macht Ausschaltung der vorderen Hirnteile die Atmung krampfhaft, wenn zugleich die Vagi durchschnitten sind. Bei Verengerung der zuleitenden Luftwege tritt Verlangsamung der Atmung ein; dieselbe wird durch die Vagi vermittelt (Langendorff & Seelig).

Zehntes Kapitel.

Die Absonderungsvorgänge und ihre Produkte.

Geschichtliches. Die Alten hatten von der Natur der Absonderung so unklare Vorstellungen, daß z. B. der Nasenschleim lange als ein Abfluß aus dem Gehirn durch das Siebbein betrachtet wurde. Erst die Untersuchungen Schneider's über die Nasenschleimhaut (1660) beseitigten diesen Irrtum. Ungefähr um die gleiche Zeit wurde zahlreiche Arbeiten (Glisson, Wharton, Stenson, Rivini, Peyer, Brunner, Malpighi) die Anatomie der Drüsen genauer bekannt, welche aber erst im vorigen Jahrhundert durch die Entdeckung der Nierenstruktur (Joh. Müller, Bowman) und durch das umfassende Werk Joh. Müller's über die Drüsen (1830) einen gewissen Abschluß erhielt. Der Absonderungsvorgang selbst mußte so lange im Dunkeln bleiben, als man von der Geschlossenheit der Blutbahnen in den Drüsen noch nicht überzeugt war, sondern die blasigen und röhrigen Hohlräume der Drüsen mit den feinsten Arterien kommunizieren ließ (Malpighi), so daß das Sekret als eine direkte „Kolatur" des Blutes, dessen Körperchen in die feinen Räume nicht eindringen könnten, betrachtet, ja von Ruysch die Drüsen geradezu nur als aus Blutgefäßen bestehend angesehen wurden. Die neuere Entwicklung der Absonderungslehre knüpft sich an die Entwicklung

der Zellenlehre (Schwann) und an die Entdeckung der Osmose (Dutrochet), wurde aber erst durch die vivisektorischen Versuche an den Absonderungsnerven (Ludwig, Bernard) und durch die mikroskopische Vergleichung der ruhenden und tätigen Drüsen (Heidenhain) über das Niveau bloßer Spekulation erhoben.

Ueber die Zusammensetzung der einzelnen Absonderungen konnten gründlichere Kenntnisse erst nach Entwicklung der Tierchemie und der organischen Analyse gewonnen werden, hauptsächlich im ersten Teil des 19. Jahrhunderts durch die Arbeiten von Berzelius, Platner, Wöhler, Liebig und Strecker; obwohl einzelne Tierprodukte schon früher dargestellt waren, so Harnstoff (Roelle 1773, Fourcroy & Vauquuelin 1799) und Harnsäure (Scheele 1776). Epochemachend war namentlich die Synthese des Harnstoffs durch Wöhler 1828. Ueber wichtige Daten hinsichtlich der Chemie der Verdauungssäfte s. S. 561 ff. und Kap. XI.

Die ersten Feststellungen über die Physiologie der Drüsen ohne Ausführungsgang waren die Entdeckungen von Reverdin und Schiff über die Bedeutung der Schilddrüse (1882) und von Brown-Séquard über die der Nebennieren (1855).

I. Der Absonderungsvorgang im Allgemeinen.

Unter Absonderung oder Sekretion versteht man die Bildung von Flüssigkeiten, welche entweder in Hohlräume des Körpers (Darmkanal, seröse Höhlen) oder nach außen ergossen werden und welche man Sekrete nennt; dieselben haben die mannigfachsten Verrichtungen. Die meisten werden von besonderen Absonderungsorganen oder Drüsen geliefert, einige beständig, andere nur zu gewissen Zeiten. Die nicht von Drüsen gelieferten Absonderungen, wie die Flüssigkeiten der serösen Säcke, der Gelenke, der Hirnhöhlen, werden auch als Transsudate bezeichnet, ein Name, der bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft nicht mehr paßt.

Häufig wird der Begriff der Absonderung dahin erweitert, daß man alle Ausgaben des Blutes darunter einreiht; es sind dann auch alle Gewebssäfte und Gewebe, ferner die respiratorische CO_2-Ausscheidung als Sekrete zu betrachten. Von geringer Bedeutung ist es, den nach außen fließenden Sekreten eine besondere Bezeichnung als Exkrete zu geben. Richtiger bezeichnet man als Exkrete alle Auswurfstoffe des Organismus, gleichgültig auf welche Weise sie entstehen (s. Kap. XII).

1. Die Absonderungsorgane.

Das Wesentliche der Drüsen ist ein Zellenlager, welches ein von Gefäßen durchzogenes Bindegewebe zur Unterlage hat. Bei den einfachsten Drüsen bildet das Zellenlager nur eine röhrenförmige Einstülpung des Oberflächenepithels der Haut oder der Schleimhaut in deren Bindegewebe hinein, bei den zusammengesetzteren ist ein vielfach verzweigter Kanal, dessen Stamm (Ausführungsgang) auf der Schleimhaut mündet, mit Zellen besetzt, welche namentlich in den oft blasen-

förmig erweiterten Endzweigen spezifisch entwickelt sind. Auf diese Weise, zuweilen auch durch starke Verlängerung und knäuelförmige Aufwicklung der Röhren, entsteht eine sehr große, auf kleinen Raum zusammengedrängte absondernde Fläche.

Außerdem sind die meisten Drüsen reich an Lymphgefäßen und Nerven. Die Lymphgefäße entspringen aus den Spalträumen zwischen den Drüsenkanälen, Gefäßen, Nerven etc. Die Nervenfasern verzweigen sich in der Drüse; über ihre Endigungsweise ist nichts Sicheres bekannt.

Die Drüsen ohne endständige Erweiterung der Kanäle heißen tubulös, solche mit endständigen Erweiterungen azinös. Der Ausführungsgang größerer Drüsen enthält häufig Erweiterungen, welche als Reservoirs für das fertige Sekret dienen (Harnblase, Milchzysternen), oder er hängt mit wandständigen Reservoirs durch Kanäle zusammen (Gallenblase). — Die sog. Drüsen ohne Ausführungsgang (Milz, Lymphdrüsen, Follikel, Nebennieren, Thymus, Schilddrüse) werden weiter unten, und zum Teil erst im XI. Kap. behandelt.

Gewinnung der Sekrete. Manche Sekrete gewinnt man einfach durch Auffangen bei der natürlichen Entleerung, oder durch Aufsammeln aus ihren Reservoirs. Meist aber ist zur Gewinnung reiner Sekrete und zur Feststellung ihrer Absonderungsgeschwindigkeit die Anlegung von Fisteln am lebenden Tiere erforderlich, d. h. künstliche Oeffnung des Ausführungsganges und Einführung von Röhren in den letzteren. Auch Flächensekrete, welche aus zahlreichen kleinen Drüsen der Schleimhaut stammen, kann man durch Fisteln, d. h. künstliche Oeffnungen des betr. Organs (Magenfisteln, Darmfisteln), nach außen entleeren, am besten, indem man die Schleimhaut mit der Haut zusammenheilen läßt; letzteres kann man auch bei Ausführungsgängen durch Transplantation erreichen (Pawlow, Glinski). Beim Menschen sind vielfach pathologisch oder chirurgisch entstandene Fisteln benutzt worden.

2. Die Absonderungsvorgänge.

Man würde an eine rein physikalische Entstehung der Sekrete aus dem Blute denken können, wenn nicht fast alle Sekrete chemische Substanzen enthielten, welche im Blute nicht vorgebildet sind, also in der Drüse durch chemische Prozesse entstehen. Immerhin enthalten alle Sekrete eine Anzahl Blutbestandteile, vor allem Wasser, Salze, häufig Eiweißstoffe, und es liegt nahe, wenigstens für diese Stoffe eine physikalische Ausscheidung durch Filtration anzunehmen, weil außerhalb der Kapillaren wohl stets ein geringerer Druck herrscht als in denselben. Auch die Osmose (23—31) ist herangezogen worden, doch kann dieselbe nur ausnahmsweise (z. B. bei Einführung von starken Salzlösungen in den Darm) zu einem Flüssigkeitsaustritt aus dem Blute führen; eher könnte sie die bereits gebildeten Sekrete weiterhin verändern.

Indessen ist die rein filtratorische Entstehung bei den meisten Absonderungen unwahrscheinlich. Vor allem sondern viele Drüsen nur zu

gewissen Zeiten ab, obgleich doch der Blutdruck beständig vorhanden ist. Freilich ist für manche Drüsen (alles Folgende gilt in erster Linie für die Speicheldrüsen) erwiesen, daß gleichzeitig mit der Sekretion die Blutgefäße sich erweitern, also der Kapillardruck steigt; aber einmal sieht man an nicht drüsigen Organen keineswegs mit der Gefäßerweiterung eine Filtration eintreten oder zunehmen, und zweitens kann durch Einwirkung von Giften (Atropin) die Sekretion unmöglich werden, während die Gefäßerweiterung nach wie vor hervorrufbar ist (Heidenhain); auch gibt es Einwirkungen, welche Sekretion hervorrufen und gleichzeitig die Drüsengefäße verengern (Bernard). Die wichtigsten Tatsachen aber sind, daß die Sekretion fortdauern kann, auch wenn durch Unterbindung des Ausführungsganges der Druck in den Drüsenkanälen unvergleichlich höher wird, als in den Blutkapillaren der Drüse (Ludwig), und daß sie auch in zirkulationslosen oder ausgeschnittenen Drüsen stattfinden kann (Ludwig).

Diese Tatsachen, im Verein mit den schon berührten chemischen Prozessen deuten darauf hin, daß der ganze Sekretionsprozeß eine Leistung der Drüsenzellen ist, welche bisher der Erklärung ebensosehr sich entzieht, wie die Zellfunktionen überhaupt. In der Tat sind bei manchen Drüsen auch morphologische, mit der Sekretion verbundene Vorgänge in den Drüsenzellen entdeckt worden (Heidenhain). Auch enthalten manche Sekrete morphologische Bestandteile.

Die chemischen Umsetzungen in den Drüsen sind nachweisbar mit Wärmeentwicklung verbunden (Ludwig), also mit Sättigung stärkerer Affinitäten; sie scheinen aber nicht durchweg oxydativer Natur zu sein, sondern eher in Spaltungen zu bestehen. Bei solchen Sekretionen, welche nur im Blute präexistierende Stoffe zur Ausscheidung bringen, also nicht mit chemischen Umsetzungen verbunden sind, wirken die Zellen zuweilen durch spezifische Anziehung für gewisse Stoffe wesentlich mit (vgl. die Harnsekretion).

Die Bedeutung der Gefäßerweiterung bei der Sekretion scheint außer in der erleichterten Zufuhr von Materialien für die Sekretbildung, in der gesteigerten Sauerstoffzufuhr zu liegen, ähnlich wie bei der Muskeltätigkeit (S. 150).

3. Die Absonderungsnerven.

Alle Absonderungen stehen sichtlich unter dem Einfluß des Nervensystems, namentlich erfolgen die nur temporären lediglich auf Nervenreizung. Die oben gegen die Erklärung der Absonderung aus Filtration

angeführten Gründe widerlegen zugleich die Annahme, daß die Absonderungsnerven lediglich Gefäßnerven seien. Vielmehr müssen die Absonderungs- oder sekretorischen Nerven eine besondere Nervengattung sein, welche direkt auf die Drüsenzellen wirkt. Manche Erscheinungen sprechen auch für das Dasein absonderungshemmender Nervenfasern. Die mit der Sekretion verbundenen Zirkulationsänderungen in den Drüsen rühren nachweisbar von besonderen gefäßerweiternden und verengernden Fasern her, welche den Drüsennerven beigemischt sind, ähnlich wie den Muskelnerven (vgl. S. 519).

4. Galvanische Eigenschaften der Drüsen.

An den größeren Drüsen des Frosches verhalten sich künstliche Querschnitte und Aetzstellen negativ elektrisch gegen die natürliche Oberfläche (Matteucci); jedoch fehlt diese Wirkung nach Entfernung des Blutgehaltes der Drüse (Hermann), und hängt daher wahrscheinlich mit Vorgängen im Blute zusammen, zumal sie auch anderen bluthaltigen Organen zukommt (vgl. S. 474).

Die drüsenreichen Häute und Schleimhäute der nackten Amphibien besitzen eine von der Außenfläche gegen die Innenfläche gerichtete elektromotorische Kraft, welche sehr beträchtlich ist und von welcher auch die Haut der Warmblüter und des Menschen Spuren zeigt (du Bois-Reymond, Rosenthal). Diese Kräfte werden durch Aetzung der Oberfläche schnell vernichtet, so daß eine geätzte Haut- (oder Schleimhaut-)Stelle sich positiv gegen eine ungeätzte verhält (du Bois-Reymond). Von Temperatur, berührenden Flüssigkeiten, Giften sind diese Ströme in mannigfachem Sinne abhängig (Hermann & v. Gendre, Biedermann u. A.).

Bei der Reizung der sekretorischen Hautnerven zeigen die Ströme Veränderungen (Roeber), welche man als selbständige Aktionsströme (Sekretionsströme) auffassen kann. An der Froschhaut tritt ein dem Ruhestrom gleichgerichteter einsteigender Sekretionsstrom auf, welchem an vielen Hautstellen ein entgegengesetzter (aussteigender) Strom vorangeht (Hermann). An der Froschzunge wechseln beide Richtungen wiederholt ab; an der Haut der Warmblüter und mancher Amphibien ist der Sekretionsstrom rein einsteigend (Hermann mit Luchsinger, Junius u. A.); ebenso an den feuchten Stellen um Maul und Nase vieler Warmblüter (Luchsinger); an behaarten, nicht sezernierenden Hautstellen fehlt er (Bubnoff). Atropin, welches die Sekretionsvorgänge lähmt, beseitigt auch den Sekretionsstrom (Hermann). Der oben erwähnte aussteigende Anteil des Sekretionsstromes einzelner Hautbezirke nackter Amphibien kann durch Wärme, Aetzung, Ermüdung etc. verschwinden, unter gleichzeitiger Verstärkung des Ruhestroms (Hermann mit Bach & Oehler).

Leitet man von zwei symmetrisch gelegenen Hautstellen des Menschen zu einem Galvanometer ab, und strengt die Muskeln der einen Seite an, so werden die Hautdrüsen mit erregt (oft tritt Schwitzen auf), und der entsprechende einsteigende Sekretionsstrom (s. oben) gibt sich zu erkennen als ein im Körper von der angestrengten zur ruhenden Seite gerichteter Strom (Hermann; der Strom ist von du Bois-Reymond entdeckt und irtümlich als Muskelwirkung aufgefaßt worden; vgl. S. 162).

Die Ruheströme der Haut wurden früher ausschließlich den Drüsen zugeschrieben: seit sie aber auch an drüsenlosen Häuten der Fische gefunden sind (Hermann), muß man dem Hautepithel einen Anteil zuerkennen. Hierfür spricht auch, daß sie bei oberflächlicher Hautätzung verschwinden, ohne daß die Drüsen tot sind; denn ihr einsteigender Sekretionsstrom ist noch vorhanden (Bach & Oehler); auch sind sie an der drüsenlosen Kropfschleimhaut und an der äußeren Haut von Vögeln gefunden (Reid). Sie lassen sich (Hermann) aus der in den Epithelzellen von außen nach innen fortschreitenden hornigen oder schleimigen Metamorphose des Protoplasmas, d. h. als Demarkationsströme, erklären. Wie bei den Ruheströmen der Muskeln und Nerven (Kap. III und V), ist der alterierte Teil des Protoplasmas negativ gegen den unveränderten. Da ähnliche Prozesse auch in den Drüsenzellen stattfinden (s. unten), so läßt sich der Anteil der Drüsen am Hautstrom und dessen Zunahme bei der Nervenreizung aus dem gleichen Prinzip ableiten. Da die Drüsenzellen der Froschhaut erst beim Austritt des Sekretes zur wirksamen Ableitung gelangen, so kann man sich, wenn der Ruhestrom (Epithelstrom) stärker ist, als der Drüsenstrom, ein Stadium vermeintlich aussteigenden Sekretionsstroms, d. h. negativer Schwankung des Ruhestroms, erklären. Die an den Speicheldrüsen bei der Nervenreizung beobachteten Ströme zwischen Oberfläche und Hilus (Bayliss & Bradford) lassen vor der Hand die Beziehung zu den absondernden Flächen nicht übersehen.

II. Die einzelnen Drüsenabsonderungen.

A. Die Verdauungssäfte.

(Ueber Wirkungen derselben s. Kap. X.)

1. Der Speichel und der Mund- und Rachenschleim.

In der Mundhöhle befindet sich stets Mundspeichel, eine schwach trübe, etwas fadenziehende, alkalische Flüssigkeit, vom spezif. Gewicht 1,002—1,009. Die Trübung rührt von morphologischen Bestandteilen her: 1. Mundepithelien, platte große Zellen, zuweilen noch in natürlichem Zusammenhang; 2. Speichel- oder Schleimkörperchen, runde kleine Zellen mit körnigem Inhalt; die Körner zeigen Molekularbewegung (S. 115).

Die chemischen Bestandteile des Mundspeichels sind: 1. Wasser; 2. Salze, besonders Chlorkalium, Chlornatrium und phosphorsaures Natron; 3. Spuren von Eiweiß; 4. Muzin; 5. ein diastatisches Enzym

(Leuchs, 1831), als Ptyalin bezeichnet; 6. eine Rodanverbindung (Treviranus, 1814); 7. Gase, besonders Kohlensäure (Pflüger, nach Külz auch viel Stickstoff).

Das Ptyalin kann durch mechanisches Niederreißen (S. 109) mittels eines Niederschlages von Kalkphosphat isoliert werden (Cohnheim), ebenso durch Uebersättigen mit krystallinischen Salzen (Krawkow). Es findet sich in der Drüse vorgebildet (Ellenberger & Hofmeister). Das Rodankalium (S. 95) fehlt nicht selten, und im Tierspeichel sowie in den direkt entnommenen Drüsenspeicheln regelmäßig; jedoch hat sich die Annahme, daß es von pathologischen Mundaffektionen (Katarrhe, Zahnkaries) oder vom Tabakrauchen herrühre, nicht bestätigt.

Der Mundspeichel ist ein Gemisch der Sekrete der Parotiden, Submaxillar- und Sublingualdrüsen, und des Mundschleims, welcher von zahllosen Schleimdrüsen der Mundhöhle gebildet wird. Letzterem ist der Rachen- und Nasenschleim anscheinend gleich.

Die Drüsenspeichel (aus Fisteln gewinnbar, S. 558, Parotidenspeichel beim Menschen auch aus der natürlichen Oeffnung des Ductus Stenonianus) sind dem Mundspeichel mit Ausnahme des fehlenden Mundepithels in jeder Hinsicht ähnlich, nur durch höheren Muzingehalt verschieden. Der Parotidenspeichel ist am wenigsten schleimhaltig. Bei den Drüsenspeicheln fehlt zuweilen das diastatische Enzym.

Der Mundschleim und die übrigen Schleimarten sind schwer zu gewinnen (ersterer bei Tieren nach Unterbindung aller Speichelgänge); ihr Hauptbestandteil ist Muzin.

Für die quantitative Zusammensetzung mögen folgende Analysen (von Bidder & Schmidt, No. 2 von Hoppe-Seyler) angeführt werden (in 1000 Teilen):

	1. Mund-speichel. Mensch	2. Parotiden-speichel. Mensch	3. Submaxillar-speichel. Hund	4.	5. Mund-schleim. Hund
Wasser	995,16	993,16	991,45	996,04	990,02
Feste Bestandteile	4,84	6,84	8,55	3,96	9,58
organisierte	1,62	—	—	—	—
organische	1,34	3,44	2,89	1,51	3,85
unorganische	1,82	3,40	5,66	2,45	6,13

Ueber die genauere Zusammensetzung menschlichen Speichels gibt die Tabelle S. 563 (nach Hammerbacher) Aufschluß; der betr. Speichel enthielt 5,797 p. m. feste Bestandteile.

Die alkalische Reaktion ist bei den Mahlzeiten gesteigert (Dieminger, nach Chittenden & Richards bei jedem Kauen).

In 100 Teilen fester Bestandt.:		In 100 Teilen Asche:	
Epithel und Muzin	37,985	KCl	38,006
Ptyalin und Albumin	23,978	K_2SO_4	13,908
Anorganische Salze	38,037	K_3PO_4	21,278
Rodankalium	0,707	Na_3PO_4	16,917
		$Ca_3P_2O_8$	9,246
		$Mg_3P_2O_8$	0,338

Absonderung des Speichels und Schleims.

Während der Mundschleim anscheinend beständig gebildet wird, sondern die eigentlichen Speicheldrüsen nur temporär ab (nur für die Parotis des Schafes wird beständige Absonderung behauptet, Eckhard). Man unterscheidet Absonderung durch psychische Motive (so beim Anblick und bei der Vorstellung von Speisen, ferner bei Ekelempfindungen) und durch Reflex (mechanische, chemische und gustative Reizung der Mundschleimhaut); auch soll assoziierte Sekretion beim Kauen stattfinden.

Höchst bemerkenswert ist die Angabe (Pawlow mit Glinski und Wulfson), daß beim Hunde die Parotis nur auf trockene Substanzen reagiert, sowohl beim Einbringen in den Mund als beim Anblick, während die Submaxillardrüse auf jeden der oben angeführten Reize absondert. Auch sonst sind die Einwirkungen auf die Mundschleimhaut, sowie die psychischen, von großem Einfluß auf die Beschaffenheit des abgesonderten Speichels, also wohl auf die relative Beteiligung der Einzeldrüsen (Pawlow).

Die sekretorischen Nerven gehen zur Submaxillar- und Sublingualdrüse durch den Facialisstamm, die Chorda tympani, den R. lingualis trigemini und einen von diesem zu beiden Drüsen abtretenden Zweig, welcher wesentlich aus Chordafasern besteht (Schiff, Bernard); für die Parotis durch den Glossopharyngeus, den Nervus Jacobsonii, den Petrosus superficialis minor, das Ganglion oticum und den Auriculotemporalis (Bernard, Nawrocki, Eckhard). Außerdem empfangen alle Speicheldrüsen mit ihren Gefäßen sympathische Fasern, welche vom Halssympathikus, also vom Rückenmark kommen.

Reizung der zerebralen Speichelnerven liefert, wenigstens an den unteren Speicheldrüsen, einen reichlichen und dünnflüssigen, Reizung der sympathischen einen spärlichen und zähen Speichel (Eckhard). Erstere erweitern und letztere verengern die Drüsengefäße (Bernard). Der Reflex vom Munde aus erregt nur die zerebralen Nerven. Durch schmerzhafte Reizung beliebiger Nerven kann sowohl Chorda- als Sympathikussekretion eingeleitet werden (Vulpian, Gley); Magenreizung bewirkt nur, wenn sie heftig ist, Sekretion (Buff).

Die Absonderung ist mit einer Temperaturerhöhung verbunden; das Sekret ist bis 1,5° wärmer als das Karotidenblut (Ludwig, bestritten von

Bayliss & Hill). Verschließt man die Kanüle durch ein Manometer, so steigt dessen Druck weit über denjenigen der Karotis (Ludwig, vgl. S. 559). Ueber Wirkung des Atropins auf Sekretion und Zirkulation s. ebendaselbst.

Bei der Sekretion finden morphologische Veränderungen in den Drüsenzellen statt. Bezüglich derselben sind zwei Arten von Drüsen zu unterscheiden (Heidenhain): 1. Eiweißdrüsen; sie liefern ein schleimfreies Sekret; hierher gehört die Parotis, bei manchen Tieren (Kaninchen) auch die Submaxillardrüse, ferner ein Teil der sog. Schleimdrüsen der Mundhöhle; 2. Schleim bereitende Drüsen, welche ein muzinhaltiges Sekret liefern; hierher gehören die übrigen Speichel- und Schleimdrüsen. Die ersteren enthalten in ihren Acinis nur Protoplasmazellen, die letzteren neben denselben hellere Schleimzellen mit Fortsätzen. Die Protoplasmazellen sind in den Schleim bereitenden Drüsen häufig in einer besonderen halbmondförmigen (Giannuzzi) oder zirkulären Randschicht des Acinus angeordnet. Manche Drüsen enthalten Acini beider Drüsenformationen. Stark tätig gewesene Drüsen enthalten nur Protoplasmazellen, von denen die Acini ganz erfüllt sind. Man hat hieraus geschlossen, daß die Protoplasmazellen sich durch schleimige Metamorphose ihres Inhalts in Schleimzellen verwandeln; letztere sollen zerfallen und in das Sekret übergehen, während die Protoplasmazellen sich durch Teilung ersetzen (Heidenhain). Da aber Kernteilungsfiguren nicht gefunden werden (Bizzozero), so gewinnt die Ansicht mehr Boden (A. Ewald, Langley u. A.), daß die Schleimzellen nur ihren Schleim entleeren und dann wieder protoplasmatisch aussehen, ein Zellverbrauch also nicht stattfindet, und daß die Randzellen eine besondere Funktion haben. Die Speichelkörperchen sind wahrscheinlich abgelöste junge Zellen. Jedoch ist eine Auswanderung von Leukozyten aus den Tonsillen beobachtet, welche hier in Betracht kommen könnte (Stöhr).

Während der Absonderung und bei Veränderungen der Absonderungsgeschwindigkeit durch die Reizstärke ändert sich der Wasser- und Salzgehalt in ganz anderer Weise als der Gehalt an organischen Bestandteilen. Der letztere wächst an der frischen Drüse rascher als der Wassergehalt, während an der ermüdeten das Umgekehrte der Fall ist. Man schließt hieraus, daß die absondernden Nerven zwei Gattungen von Fasern enthalten: „sekretorische“, welche die Abscheidung des Wassers und der Salze aus dem Blute (in einer noch nicht aufgeklärten Weise) bewirken, und „trophische“, welche die angeführten Prozesse in den Zellen hervorrufen (Heidenhain). Atropin lähmt beide gleichmäßig (Langley).

Nach Durchschneidung der Absonderungsnerven beginnt die Drüse nach einiger Zeit beständig zu sezernieren (paralytische Sekretion, Bernard) und verfällt dann

in eine Degeneration. Vermutlich ist jene Sekretion Wirkung einer degenerativen Erregung, wie sie auch an gelähmten Muskeln vorkommt (S. 151); jedoch fehlt es nicht an anderen Erklärungsversuchen.

Das Zentralorgan für die Speicheldrüsen liegt im Kopfmark, sowohl für die zerebralen, als für die sympathischen Fasern (Bernard, Eckhard & Loeb, Grützner & Chlapowski). Reflektorisch wird dasselbe erregt (s. oben) von den sensiblen und Geschmacksnerven des Mundes und Rachens, sowie vom Vagus. Die psychischen Einflüsse werden von bestimmten Rindenbezirken aus vermittelt (Lépine, Vulpian, Herwer).

Nach Durchschneidung des Lingualis oberhalb des Abgangs der Chordafasern zur Drüse bewirkt Reizung der Zunge noch Speichelsekretion, welche demnach nur auf einem Reflex im Ganglion submaxillare beruhen kann (Bernard). Diese vielfach angezweifelte Tatsache und ihre Deutung (vgl. S. 324) ist durch Versuche, welche andere Erklärungen ausschließen, bestätigt worden (Wertheimer).

Die in 24 Stunden sezernierte Speichelmenge wird sehr verschieden geschätzt ($^1/_4$—2 kg). Die flüssigen Bestandteile des Speichels werden vermutlich mit Ausnahme des Muzins größtenteils im Verdauungskanal wieder resorbiert.

2. Der Magensaft.

Der Magensaft ist eine farblose, klare, saure Flüssigkeit von 1,001 bis 1,010 spez. Gewicht, ohne morphologische Bestandteile. Die hauptsächlichsten chemischen Bestandteile des Magensaftes sind:

1) das *Pepsin* (Schwann 1836), ein Eiweiß und Leim verdauendes Enzym.

2) das *Labferment* oder *Chymosin* (Hammarsten, A. Schmidt, 1871), ein Milch koagulierender Körper (nach Pawlow & Parastschouk mit Pepsin identisch).

3) *Freie Salzsäure* (Prout 1834); ferner

Wasser, Salze und unbedeutende organische Beimengungen, namentlich Pepton.

Auf Grund qualitativer Reaktionen wird oft bestritten, daß die freie Säure Salzsäure ist; bewiesen ist dies jedoch dadurch, daß die Chlormenge des Saftes größer ist als das Aequivalent sämtlicher in ihm enthaltenen Basen (C. Schmidt). Neuerdings wird auch ein fettspaltendes Enzym angegeben (Volhard).

Bei Tieren ist der Magensaft etwas fadenziehend, was auf einen Schleimgehalt schließen läßt, obwohl Essigsäure keine Fällung gibt. Im nüchternen Magen von Hunden, ohne Magensaft, ist die Schleimhaut mit Schleim bedeckt. Bei manchen Tieren, z. B. Hamster, besitzt die Kardiagegend besondere Drüsen, welche ein diastatisches Enzym absondern (Edelmann).

Ueber die quantitative Zusammensetzung (p. mille) gibt folgende Tabelle eine Uebersicht (Bidder & Schmidt):

Magensaft des	Menschen	Hundes		Schafes
Wasser	994,4	973,1	971,2	986,1
Salzsäure	2,0	3,3	2,4	1,2
Organische Bestandteile (Pepsin)	3,2	17,1	17,3	4,1
Salze	2,2	6,5	9,1	8,6

Der Salzsäuregehalt ist wahrscheinlich erheblich größer; der von Speichel und anderen Verdünnungen freie „Appetitsaft" des Hundes enthält 5—6 % HCl (Pawlow).

Absonderung des Magensaftes.

Der oben erwähnte Magenschleim scheint beständig abgesondert zu werden, und zwar von dem zylindrischen Epithel der Magenschleimhaut, welches sich allmählich durch jungen Nachwuchs regeneriert; dieser Absonderungsprozeß ist noch nicht hinreichend bekannt.

Um die Absonderung des sauren Magensaftes zu beobachten, benutzte man früher meist künstlich angelegte, oder auch pathologische Magenfisteln, auch wohl Entleerungen durch die Schlundsonde. Verunreinigung mit Speichel und Speisen sind hier kaum vermeidlich. Weit vollkommner ist es, einen Teil des Magens soweit vom Hauptmagen abzutrennen, daß seine Nerven und Gefäße erhalten sind, aber keine Kommunikation der Lumina stattfindet, und diesem Teil eine Fistelöffnung zu geben, oder den Oesophagus am Halse zu durchschneiden, und beide Teile in die Haut einzuheilen, so daß die genossenen Speisen am Halse herauskommen, sog. Scheinfütterung (Heidenhain, Pawlow).

Die Absonderung des Magensaftes ist, wie die des Speichels, temporär. Mechanische Reizung der Magenschleimhaut ist ohne Wirkung. Einer der wichtigsten normalen Reize ist psychische Erregung; Hunde liefern beim Anblick des Futters nach 5 Minuten reichliche Saftmengen (sog. Appetitsaft). Außerdem findet durch chemische Reizung der Schleimhaut, sowohl des Magens als auch des Dünndarms, eine Absonderung statt, aber langsamer; bei Magenreizung erstreckt sich die Wirkung auch auf nicht gereizte Teile. In diesem Sinne bewirken Sekretion: Wasser und gewisse Extraktivstoffe des Fleisches, also auch Fleisch selbst; dagegen nicht: Salze, Eiweiß, Stärke, Fette; letztere wirken sogar hemmend auf die reflektorische und auf die psychische Sekretion, und zwar auch vom Duodenum aus. Die reflektorische Absonderung, welche bei sorgfältiger Fernhaltung der psychischen, z. B. im Schlafe, festzustellen ist, summiert sich mit der letzteren, so daß bei wirklichem Fressen die Absonderung am stärksten ist. (Pawlow und dessen Schüler.)

Die einzelnen Nahrungsmittel (Fleisch, Milch, Brod) wirken nicht nur vermöge ihrer Zusammensetzung reflektorisch verschieden hinsichtlich Menge und Pepsingehalt

des Sekrets (der Säuregehalt ist stets der gleiche), sondern merkwürdigerweise auch psychisch verschieden (Pawlow & Sokolow). Beim Menschen ist psychische Sekretion nicht nachzuweisen (Schüle). Auch beim Hunde ist sie im Vergleich mit der rein reflektorischen gering gefunden worden (Leconte); jedoch war vielleicht die psychische Wirkung bei den reflektorischen Versuchen nicht genügend ausgeschlossen.

Der hauptsächlichste Absonderungsnerv ist der Vagus. Durchschneidung der Vagi hebt die psychische Absonderung (den Effekt der Scheinfütterung) auf, aber nicht die reflektorische (Pawlow & Schumowa); Reizung des Vagus bewirkt Sekretion (Contejean, Pawlow, Schneyer u. A.). Der Rindenbezirk, von welchem die psychische Sekretion ausgeht, liegt im vorderen Teil des Gyrus sigmoideus; seine Reizung macht bei erhaltenen Vagis Sekretion (Herwer). — Außerdem führt auch der Sympathikus sekretorische Fasern zu, deren genauerer Verlauf noch unbekannt ist.

Die Vagusreizung erfolgt am besten unterhalb des Abganges der Herzfasern, oder nach Degeneration derselben (infolge von Durchschneidung), welche früher eintritt als die der sekretorischen. Atropin hebt den Effekt auf, ebenso (Sanotzki) den der Sympathikusreizung. Nach Durchschneidung des Sympathikus findet noch Sekretion statt, aber der gelieferte Saft ist abnorm. Auch nach Durchschneidung der Vagi, Splanchnici und des Plexus coeliacus soll noch saurer Saft abgesondert werden (Aldehoff & v. Mering). Die Magensekretion ist mit Gefäßerweiterung (Rötung der Schleimhaut) verbunden, deren Innervation nicht näher festgestellt ist.

Die Magenschleimhaut ist dicht erfüllt von zylindrischen, am Grunde etwas verzweigten Drüsen, deren es zwei Arten gibt: 1. Die Pylorusdrüsen, mit einfachem Zylinderepithel, kommen nur in dem blassen an den Pylorus grenzenden Abschnitt der Schleimhaut vor. 2. Die Fundusdrüsen, in dem rötlich gefärbten Hauptteil der Schleimhaut, enthalten zwei Zellgattungen: a. die Hauptzellen stellen ein einschichtiges kontinuierliches Epithel von kubischen oder zylindrischen Zellen dar; b. die Belegzellen, rundlich und etwas größer als erstere, liegen vereinzelt zwischen den Hauptzellen und der Drüsenwand, und fehlen im sog. Drüsenhalse (d. h. in der Nähe der Mündung) gänzlich.

Von den Bestandteilen des Magensaftes enthält die Schleimhaut die Enzyme, aber nicht die Säure, vorrätig, so daß sich durch Extraktion derselben mit Wasser oder Glyzerin (v. Wittich) und Säurezusatz ein wirksamer künstlicher Magensaft bereiten läßt. In Milch bewirkt die Magenschleimhaut ohne weiteres Koagulation. Die freie Säure entsteht erst durch den Absonderungsreiz.

Die Zellen der Magendrüsen ändern bei der Absonderung ihr Aussehen. Die Hauptzellen (und Pylorusdrüsenzellen) sind im Hungerzustand

am größten, verkleinern und trüben sich während der Absonderung mehr und mehr; umgekehrt sind die Belegzellen im Hungerzustand klein, und schwellen während der Absonderung an (Heidenhain u. A.). Durch Isolierung der Pylorusportion läßt sich nachweisen, daß dieselbe einen nicht sauren (nach neueren Angaben alkalischen), aber pepsinhaltigen Magensaft absondert. (Jedoch ist das Extrakt der Fundusschleimhaut 20mal so reich an Pepsin als das der Pylorusschleimhaut, Glässner.) Da nun außerdem Schichtschnitte der Fundusschleimhaut um so leichter mit Salzsäure einen wirksamen Magensaft liefern, je mehr Hauptzellen sie enthalten, und die Hauptzellen mit Salzsäure in der Wärme schnell zerfallen, so ist es höchst wahrscheinlich, daß die Hauptzellen und die Zellen der Pylorusdrüsen das Pepsin liefern; so daß für die Belegzellen die Bildung der Säure anzunehmen ist (Heidenhain, Ebstein & Grützner, Klemensiewicz).

Die Quelle der Bestandteile des Magensaftes ist nicht bekannt; Zellprozesse spielen hier eine noch nicht aufgeklärte Rolle. Für die Salzsäure müssen die Chloride des Blutes als Quelle angesehen werden, nach deren Entziehung in der Nahrung die Säurebildung aufhört (Voit). Die Abscheidung der freien Säure aus alkalischem Material ist ein besonders rätselhafter Vorgang. Da zerriebene Magenschleimhaut freie Milchsäure entwickelt (Brücke), letztere aber Chloride zersetzen kann (Mulder, Maly), so ist ein möglicher Weg angedeutet. Eine neuere Theorie (Köppe) nimmt an, daß die Magenwand für Cl-Ionen undurchgängig sei, so daß von dissoziiertem NaCl des Mageninhalts nur Na ins Blut, aus letzterem aber freie H-Ionen in den Magen übergehen. Frösche bilden nach Einführung von Nitraten ins Blut salpetersäurehaltigen Magensaft (Contejean). — Der Umstand, daß verdünnte Salzsäure das Pepsin leichter extrahiert als bloßes Wasser, deutet darauf hin, daß das Pepsin nicht als solches in den Drüsen vorrätig ist, sondern eine pepsinogene Substanz (Ebstein & Grützner). — Die Behauptung, daß die Fähigkeit zur Magensaftbildung an die Zufuhr gewisser die Drüsen „ladender“ Substanzen, z. B. Dextrin, gebunden sei (Schiff), wird vielfach bestritten.

Der abgesonderte Magensaft wird im Darme vermutlich großenteils wieder resorbiert. Man findet daher geringe Mengen von Pepsin in verschiedenen Körperflüssigkeiten, z. B. im Parenchymsaft der Muskeln, im Urin (Brücke). Die Säure des Magensaftes wird durch die alkalischen Sekrete der Pylorusdrüsen und des Darms neutralisiert. Ueber ihren Einfluß auf den Säuregrad des Harns s. bei diesem.

Die Menge des Magensaftes hängt natürlich ganz von den Mahlzeiten ab, so daß sich allgemeine Zahlen nicht angeben lassen. Als Beispiel sei angeführt, daß am Menschen bei einem Frühstück in $1\frac{1}{2}$ Stunden 105,5 cm³, bei einer Mittagsmahlzeit in 4 Stunden 595,5 cm³ als sezernierte Menge auf Umwegen ermittelt wurde (Pfaundler).

3. Der Pankreassaft oder Bauchspeichel.

Fisteln des Ductus Wirsungianus sind zwar bei Hunden leicht anzulegen (BERNARD), liefern aber wegen Erkrankung der Drüse bald kein normales Sekret mehr. Dagegen bleibt letzteres normal, wenn man das Stück der Duodenalschleimhaut, auf welchem der Gang mündet, in die Haut einheilt, und das Tier nur mit Milch und Brod füttert (PAWLOW & RIAZANIEW). Die Haut muß vor Anätzung durch das alkalische Sekret geschützt, und der Alkaliverlust durch Sodazufuhr ersetzt werden.

Der normale Pankreassaft ist dickflüssig, klar, stark alkalisch, fäulnisfähig, und gerinnt völlig in der Hitze. Das spez. Gewicht ist etwa 1,03. Seine Bestandteile sind außer Wasser und Salzen:

1. *Eiweiß*, in großer Menge (bis 10 pCt.).
2. ein *diastatisches Enzym*, sog. Pankreasdiastase.
3. *Steapsin*, ein Fette spaltendes und emulgierendes Enzym.
4. *Trypsin*, ein Eiweißkörper verdauendes und tiefer spaltendes Enzym, und zwar meist als Zymogen (vgl. S. 109).
5. Produkte der Selbstverdauung des Eiweißes durch das Trypsin, darunter namentlich *Leuzin*.

Die quantitative Zusammensetzung ist beim Hunde, auf 1000 Teile: Wasser 900,8, feste Bestandteile 99,2, wovon organisch 90,4, anorganisch 8,8 (BIDDER & SCHMIDT). Im Bauchspeichel des Ochsen soll das Trypsin fehlen (RIAZANIEW); die Drüse enthält es aber.

Absonderung des Bauchspeichels.

Auch das Pankreas sondert nur temporär ab, und zwar im wesentlichen parallel dem Magen (BIDDER & SCHMIDT); nur bei Pflanzenfressern beständig (HEIDENHAIN). Bei der Sekretion findet gleichzeitig Gefäßerweiterung statt (BERNARD). Psychische Sekretion ist wegen des Einflusses der Magensekretion (s. unten) nicht leicht nachzuweisen, aber vorhanden; ihre Latenzzeit ist kürzer als die der psychischen Magenabsonderung (PAWLOW). Hauptsächlich aber wird die Pankreassekretion durch chemische, mit der Verdauung in Beziehung stehende Reizungen der Darmschleimhaut, besonders des Duodenums, angeregt. Vor allem sind Säuren von der Konzentration wie im Magensaft wirksam, also die vom Magen hineingelangende Salzsäure (PAWLOW), ferner Fette (DOLINSKI), während Alkalien die durch andere Reize bewirkte Sekretion hemmen. In das Duodenum gebrachte Nährstoffe bewirken nicht allein Sekretion, sondern jedesmal die eines Saftes, welcher zu ihrer Verdauung besonders geeignet ist, so Fleisch ein Hervortreten des Gehalts an Trypsin-Zymogen resp. Trypsin (s. unten), Brod ein Hervortreten der Diastase, Milch des Steapsins, bloße Säure ein Hervortreten des Alkaligehaltes bei wenig Enzym (WALTER).

Die gegenseitigen Beziehungen der stark sauren Magen- und der stark alkalischen Pankreassekretion (Bidder & Schmidt) haben früher zu unhaltbaren Theorien über gleichzeitige elektrolytische Abscheidung geführt. Die jetzt bekannten Tatsachen zeigen im Gegenteil, daß eine gewissermaßen kompensatorische Drüsentätigkeit stattfindet, welche nichts damit zu tun hat, daß das durch die Neutralisation beider Sekrete im Darm entstehende NaCl wahrscheinlich zur Magensekretion wieder verwendet wird (Pawlow). Daß Entziehung des Pankreassaftes durch Alkalizufuhr kompensiert werden muß, ist oben erwähnt.

Die Absonderungsnerven verlaufen auch hier im Vagus und im Sympathikus (Pawlow), zusammen mit hemmenden Fasern, sowie mit gefäßverengernden und -erweiternden. Außer den direkten Hemmungen gibt es auch reflektorische Hemmungswirkungen auf die sekretorischen Fasern; so kann vorhandene Sekretion durch Reizung des zentralen Vagusendes zum Stillstand gebracht werden (N. O. Bernstein), ebenso durch Erbrechen (Weinmann, Bernard). Ein Zentralorgan für die Absonderung muß im Kopfmark liegen, dessen Reizung Sekretion bewirkt. Der Reflex vom Darme aus (Säurereizung) findet aber noch statt, wenn Vagi und Rückenmark durchschnitten sind, und wird daher als ein sympathischer Ganglienreflex aufgefaßt, der durch das Gangl. coeliacum und mesentericum sup. vermittelt wird (Wertheimer & Lepage, Popielski). Nach Anderen (Bayliss & Starling) tritt jedoch der Effekt auch nach Exstirpation dieser Ganglien noch ein, und soll auf einer Substanz beruhen (Sekretin), welche von der Darmschleimhaut auf den Säurereiz produziert wird und zum Pankreas gelangt.

Vagus- und Sympathikusreizung machen zuweilen keine Sekretion, in Folge der Mitreizung der Hemmungs- und der konstriktorischen Fasern. Im Sympathikus kann man den Effekt dadurch sichern, daß die sekretorischen Fasern nach Durchschneidung des Nerven später als die hemmenden degenerieren, und mechanisch leichter als diese erregbar sind (Kudrewezki, vgl. auch S. 519). Manche Vaguszweige enthalten vorwiegend sekretorische, andere vorwiegend hemmende Fasern (Popielski). Der Säurereflex vom Darm wird durch Vagusreizung gehemmt (Popielski).

Der Sekretionsvorgang ist auch im Pankreas mit morphologischen Zellveränderungen verbunden (Heidenhain; Kühne & Lea). Dieselben bestehen wesentlich darin, daß die dem Lumen zugewandte (distale) Zone der Zellen körnig metamorphosiert und zur Sekretbildung verbraucht wird, während die basale, den Kern enthaltende protoplasmatische Zone fortwährend nachwächst. Sonst ist über den Sekretionsvorgang fast nichts bekannt. Die Enzyme, resp. Zymogene sind in der Drüse vorrätig, so daß man durch deren Extraktion und Zusatz von Soda einen künstlichen Pankreassaft herstellen kann. — Ueber die Menge der Absonde-

rung ist nichts bekannt. Ueber Folgen der Pankreasexstirpation s. Kap. XI.

Der Gehalt an festen Bestandteilen ist der Sekretionsgeschwindigkeit umgekehrt proportional (Weinmann), der Gehalt an Salzen aber ziemlich konstant und gleich dem des Blutserums (N. O. Bernstein). Das Zymogen des Trypsins (s. oben) liefert Trypsin durch Liegen der Drüse an der Luft, Einwirkung von Sauerstoff, sehr verdünnten Alkalien, Säuren, Platinmohr, Alkohol (Heidenhain). Bei Fleischkost enthält das Sekret fertiges Trypsin (Pawlow); sonst wird es erst im Darm frei durch die Enterokinase (s. Kap. XI).

4. Der Darmsaft.

Darmsaft oder Darmschleim heißt das Sekret der Darmschleimhaut. Früher gewann man nur unreinen Darmsaft aus Darmfisteln bei Entziehung der Nahrung, durch Einlegen von Schwämmen, nach Abschluß der übrigen Sekrete, die sich in den Darm ergießen. Auch behalf man sich mit Extrakten der abpräparierten Schleimhaut. In reinem Zustande läßt sich der Darmsaft nach folgender Methode gewinnen (Thiry): Einem Tiere wird ein Stück des Darms vom Reste abgetrennt, aber mit seinem Mesenterium in Verbindung gelassen; die beiden Enden des Restes werden mit einander vereinigt, so daß das Tier mit einem etwas verkürzten Darm am Leben bleibt. Das resezierte Stück wird am einen Ende verschlossen, das andere in die Bauchwunde eingenäht, durch welche es nun, ohne in seiner Ernährung und Absonderung gestört zu sein, sein Sekret entleert. Noch besser ist es, beide Enden des resezierten Stücks in die Bauchwunde münden zu lassen (Vella).

Der so gewonnene Saft ist dünnflüssig, hellgelb oder farblos, stark alkalisch, eiweißhaltig, spez. Gew. 1,01; das Sekret der Brunner'schen Drüsen ist dicklich, farblos, mäßig alkalisch, spez. Gew. 1,005—1,020 (Ponomareff).

Die chemischen Bestandteile sind sehr unvollkommen bekannt. Im Darmsaft des Duodenums (Sekret der Brunner'schen Drüsen) überwiegt Pepsin (Ponomareff), das schon früher in Schleimhautextrakten gefunden war (Grützner); letztere enthalten auch ein diastatisches Enzym (Middeldorpff, Krolow, Costa). Im Hauptteil des Dünndarms sind neben diastatischen und nach Einigen auch fettspaltenden Enzymen neuerdings besonders folgende Körper gefunden worden: Enterokinase (Pawlow & Schepowalnikow) und Erepsin (O. Cohnheim), deren Bedeutung bei der Verdauung (Kap. XI) zu erörtern ist.

Der Darmsaft des Hundes enthält auf 1000 Teile 976 Wasser, 8 Eiweiß, 7 andere organische Stoffe, 0,9 Asche (Thiry). Ueber Unterschiede im Enzymgehalt im Dünn- und Dickdarm und bei verschiedenen Tierarten s. Kap. XI.

Absonderung des Darmsaftes.

Aus Thiry'schen Fisteln gewinnt man nur auf mechanische, elektrische oder chemische Reizung der Schleimhaut Sekret (13—18 g auf 100 cm² pro Stunde), und zwar nur an direkt gereizten Stellen (Schepowalnikow). Beim Schafe ist die Sekretion kontinuierlich (Pregl). Ein äußerer Nerveneinfluß ist bisher nicht bekannt. Abgebundene, noch ernährte Darmschlingen füllen sich mit Sekret, wenn ihre Nerven unterbunden sind (Moreau).

Die Darmdrüsen sind im Duodenum (Brunner'sche Drüsen) groß und azinös, aber mit so verlängerten Acini, daß sie auch als tubulös bezeichnet werden; ihre Zellen sind denjenigen der Pylorusdrüsen ähnlich. Im übrigen Darm sind die (Lieberkühn'schen) Drüsen einfache, ziemlich weite und kurze Einstülpungen des zylindrischen Darmepithels; ein Teil der Zellen wird stets, ebenso auch auf den freien Epithelflächen der Darmzotten, in schleimig metamorphosiertem Zustande getroffen; diese offenbar Schleim liefernden Zellen, welche auch an vielen anderen Stellen vorkommen, werden wegen ihres kelchförmigen Aussehens als Becherzellen bezeichnet. Ueber die Entstehung der Darmsaftenzyme ist fast nichts bekannt. Die Bildung der Enterokinase wird durch Anwesenheit selbst kleiner Mengen Pankreassaft im Darm gefördert (Pawlow & Sawitsch).

5. Die Galle.

Die Galle ist eine intensiv bittere, fadenziehende, zuweilen dickflüssige, neutrale Flüssigkeit von schwachem eigentümlichem Geruch; spez. Gew. 1,01—1,04. Sie ist, wenn sie aus der Gallenblase entnommen wird, durch beigemischten Schleim aus deren Drüsen meist zähflüssiger und häufig alkalisch. Die Farbe ist grünlich gelb, grünlich braun, auch rein grün oder braun.

Mit Ausnahme des Muzins sind die Bestandteile der eingedampften Galle in Alkohol löslich; die Lösung gibt, nach Entfärbung mit Tierkohle, mit Aether einen harzigen, sehr langsam krystallinisch werdenden Niederschlag, die krystallisierte Galle (Platner), welcher aus zwei in Wasser leicht löslichen, bitteren Salzen besteht und die Hauptmasse der festen Bestandteile ausmacht.

1. Das *glykocholsaure* und *taurocholsaure Natron* (Strecker), die eben erwähnten Gallensalze (vgl. S. 93, 95) sind in verschiedenen Verhältnissen gemischt. Meist überwiegt das S-haltige taurocholsaure Salz; am stärksten ist der S-Gehalt bei Hund, Bär, Gans, Fischen, Schlangen,

gering beim Rind, noch geringer bei Mensch und Schwein. Bei Gans, Schwein etc. sind besondere Cholalsäuren vorhanden (vgl. S. 89). Die Lösungen der gallensauren Salze verhalten sich gegen Fette ähnlich den Seifenlösungen.

2. Die *Gallenfarbstoffe*, hauptsächlich Bilirubin und etwas Biliverdin (S. 100), sind in der Galle nur in geringen Mengen enthalten, viel reichlicher in gewissen Gallensteinen, in welchen sie mit alkalischen Erden verbunden und erst nach Einwirkung von Salzsäure extrahierbar sind. Die braunen Gallen werden durch oxydierende Einwirkungen grün, anscheinend durch Oxydation von Bilirubin zu Biliverdin.

3. Das *Cholesterin* (Gren 1788), ebenfalls in der Galle wenig, in gewissen Gallensteinen reichlicher enthalten, ist vielleicht durch die gallensauren Salze gelöst.

Von sonstigen Bestandteilen enthält die Galle Wasser, Salze, Gase (besonders Kohlensäure), Nukleoalbumin (S. 109), geringe Mengen von Lezithin (durch seine Zersetzungsprodukte, Glyzerinphosphorsäure und Cholin, nachweisbar), Harnstoff, Zucker, Fette und Seifen, auch ein zuckerbildendes Enzym (J. Jacobson, v. Wittich); manche zufällig genossene Substanzen erscheinen in der Galle wieder.

Beispiele der quantitativen Zusammensetzung sind folgende:

In 1000 Teilen sind:	Hund	Mensch 1.	Mensch 2.	Mensch 3.
Wasser	?	908,8	860,0	822,7
Glykocholsaures Natron	—	21,0	} 102.2	} 107.9
Taurocholsaures "	119,6	7,5		
Muzin	4,5	24,8	} 26,6	} 22,1
Farbstoffe	?	?		
Cholesterin	4,5	2,5	1,6	} 47,3
Fette und Seifen	60,0	} 13,4	} 3.2	
Lezithin	26,9			
Salze	2,0	?	6,5	10.8
Autor	Hoppe-Seyler	Trifanowski	Frerichs	v. Gorup-Besanez

Absonderung der Galle.

Die Galle kommt aus dem Ductus hepaticus, dem Ausführungsgang der Leber. Die Zweige desselben, die Gallenkanäle, verlaufen mit den ebenfalls in den Hilus eintretenden, blutzuführenden Gefäßen (Leberarterie und Pfortader) interlobulär, und endigen in einem mit Epithel ausgekleideten, die Acini umspinnenden Netzwerk. Durch Injektion der Gallenkanäle füllt sich aber noch ein feineres Netz von im Acinus selbst liegen-

den Kanälen (Gallenkapillaren), welche in die interlobulären Gallengänge münden. Die Wand dieser Kapillaren wird von den blassen polyedrischen Leberzellen gebildet, welche den ganzen Acinus, so weit die Blutkapillaren Raum lassen, erfüllen. Die letzteren bilden ein dichtes, radialmaschiges Netzwerk, welches das Blut aus den interlobulären Gefäßen, also von der Peripherie des Acinus, nach dem im Zentrum desselben als Vena intralobularis entspringenden Lebervenenzweige führt.

Die Bildung der Galle geschieht beständig. Ihre wesentlichen Bestandteile entstehen erst in der Leber; das normale Blut, auch das der Leber zuströmende, enthält weder für gewöhnlich, noch nach Unterbindung oder Exstirpation der Leber (bei Vögeln), Gallenbestandteile. Nur bei behindertem Abfluß der Galle aus der Leber wird das Blut gallehaltig, die Gewebe färben sich gelb (Gelbsucht, Ikterus), und der grünlichbraune Harn, durch welchen die aus der Leber resorbierte Galle zur Ausscheidung kommt, enthält Gallenfarbstoffe und Gallensäuren.

Säugetiere sterben nach Exstirpation der Leber weit schneller als Vögel, weil bei letzteren das Blut der Abdominalorgane nach Unterbindung der Pfortader noch Abfluß findet (durch die Kommunikation einer Mesenterialvene mit der sog. Nierenpfortader). Beweisende Versuche in der angegebenen Richtung konnten daher nur an Vögeln gemacht werden (Naunyn & Minkowski). Neuerdings ermöglicht man bei Säugetieren die Ausschaltung der Leber dadurch, daß man operativ eine Kommunikation zwischen Pfortader und Cava inf. herstellt (Eck'sche Fistel). Bei Hunden wirkt auch Verschluß der Leberarterie tödlich, wenn sich nicht Kollateralkreislauf entwickelt (Doyon & Dufourt).

Schon bei mäßigem Druck in den verschlossenen Gallenwegen (beim Meerschweinchen etwa 200 mm Wasser, Friedländer & Barisch) tritt die Resorption der Galle ein. Auch andre unter solchem Druck in die Gallenwege gebrachte gefärbte Substanzen, z. B. indigschwefelsaures Natron, werden resorbiert und färben Gewebe und Harn. Die Acini färben sich dabei nicht und die gleich darauf sezernierte Galle ist ebenfalls ungefärbt; die Resorption in der Leber geschieht also nicht in den Acinis, sondern in den gröberen Gallenwegen (Heidenhain). Die durch Stauung resorbierte Galle gelangt aus der Leber zunächst in deren Lymphgefäße und in den Ductus thoracicus (Ludwig & Fleischl); neuerdings wird jedoch die Resorption den Blutgefäßen zugeschrieben (Wertheimer & Lepage).

Von welcher der beiden in die Leber gelangenden Blutarten das Material zur Gallenbereitung vorzugsweise geliefert wird, ist ungewiß; nach den Einen (Oré, Frerichs u. A.) hebt Verschließung der Leberarterie die Gallensekretion auf, nicht aber die der Pfortader; andere Untersuchungen (Schiff) gaben ein entgegengesetztes Resultat. Nach einer anderen Angabe (Cohnheim & Litten) versorgt die Leberarterie als ernährendes Gefäß nur Gallengänge und Bindegewebe mit Kapillaren, die

dann in die Vv. interlobulares einmünden; nur die Pfortader versorgt direkt die Acini, ist also wohl das funktionelle Gefäß. Aber es steht nicht einmal fest, ob überhaupt die Acini und Leberzellen als Sitz der Gallenbildung anzusehen sind, da die Leber noch beträchtliche andere Funktionen hat (s. Kap. XI), und in den Leberzellen sich keine Gallenstoffe nachweisen lassen. Zwar verändert sich das Aussehen der Zellen wesentlich in der Verdauung (Heidenhain & Kaiser), was aber nichts für Zusammenhang mit der Gallenbildung beweist. Manche verlegen letztere in die Zellen der Gallenkanäle.

Die Gallenbildung ist wie die meisten Sekretionen eine Zellfunktion, anscheinend mit Oxydation verknüpft, denn das Lebervenenblut ist beträchtlich wärmer als das zufließende (Bernard), was freilich auch mit anderen Leberfunktionen zusammenhängen könnte; auch ist die Galle sehr reich an Kohlensäure (Pflüger). Die Wasserabscheidung ist keine Filtration, da der Druck in den abgesperrten Gallenwegen bei fortbestehender Sekretion höher steigen kann als der Pfortaderdruck. Auch muß der Druck in den Leberkapillaren ungewöhnlich niedrig sein, da das Pfortaderblut schon ein Kapillargebiet passiert hat. Bemerkenswert ist, daß hoher Druck in der Leberarterie den Pfortaderkreislauf stören kann (Gad, Cavazzani). Der chemische Ursprung der spezifischen Gallenbestandteile läßt sich nur für den Farbstoff angeben, welcher sicher vom Blutfarbstoff stammt. Der Ursprung der Cholalsäure ist vollkommen unbekannt. Die meisten Angaben über Unterschiede des Pfortader- und Lebervenenblutes haben sich nicht bestätigt, und könnten, wegen der anderen Funktionen der Leber, gar nicht einmal zur Ermittelung der chemischen Quellen der Galle verwertet werden.

Hinsichtlich der Entstehung der Gallenstoffe legen Manche Wert darauf, daß in der Leber durch die gallensauren Salze rote Blutkörper zerstört werden müßten (S. 464), also außer Hämoglobin auch Cholesterin und Lezithin frei wird. Die Angabe, daß die Gallensäuren im Blute, und zwar in den Leukozyten, in winzigen Mengen vorkommen (Croftan), gestattet keine Schlüsse. Die Abstammung der Gallenfarbstoffe vom Blutfarbstoff folgt vor allem aus der tiefen chemischen Verwandtschaft beider (S. 100), ferner aus der Identität (Virchow, Valentin, Jaffe) oder wenigstens großen Aehnlichkeit (Städeler & Holm) des Hämatoidins und Bilirubins. Dagegen ist die Annahme, daß auch im Blute selbst Bilirubin aus Hämoglobin entstehe, wenn letzteres frei darin enthalten ist (z. B. durch Injektion von Wasser, gallensauren Salzen, Hämoglobinlösungen in die Gefäße), ungenügend gestützt. Der größte Teil des freien Hämoglobins erscheint jedenfalls unverändert im Harn; dabei entsteht Erkrankung der Nieren und des ganzen Tieres (vgl. auch S. 477). — Fremde Gallenfarbstoffe, in die Gefäße injiziert, gehen in die Galle über (Wertheimer).

Die zahlreichen Angaben über die Abhängigkeit der Gallenmengen

von der Ernährung und sonstigen Einflüssen beruhen auf Beobachtungen an Gallenfisteln; sie sind zum Teil sehr widersprechend. Das neuere Verfahren (vgl. S. 558), die Fistel so anzulegen, daß die Gallenwege ganz unversehrt bleiben, nämlich durch Einheilung des betr. Stücks der Duodenalschleimhaut in die Bauchhaut (Pawlow mit Bruno und Klodnitzky), bringt wahrscheinlich normalere Verhältnisse zur Anschauung, vermag aber die Bildung und die Entleerung der Galle nicht zu trennen, und hat mit allen Fistelversuchen den Nachteil gemein, daß die Galle nicht in den Darm gelangt, sondern dem Tierkörper verloren geht, während sie normal wahrscheinlich aus dem Darm teilweise resorbiert wird. Nach solchen Versuchen rufen Gallenaustritt fast nur hervor: Anwesenheit von Fetten und von Produkten der Magenverdauung (Peptonen) im Darm. Säuren, Eiweißkörper, Stärke sind ohne Wirkung.

Nervöse Einflüsse auf die Gallenbildung sind noch wenig bekannt. Psychische Einwirkung ist nicht vorhanden (Pawlow). Reizung des Rückenmarks oder des Splanchnikus vermindert die Sekretion (Heidenhain, J. Munk), was auf vasomotorischem Wege erklärbar ist, zumal auch andere Veränderungen des Blutdrucks in der Leber entsprechende Aenderungen der Gallenmenge nach sich ziehen (Heidenhain). Eigentliche sekretorische Nerven sind also nicht nachgewiesen.

Die absoluten Gallenmengen ergeben sich aus folgender Zusammenstellung (nach Heidenhain):

1 Kilo Tier liefert in 24 Stunden in Gramm:

	Katze	Hund	Schaf	Kaninchen	Meerschweinchen	Mensch
Flüssige Galle	14,5	20,0	25,4	136,8	175,8	8,83—20,11
Trockn. Rückstd.	0,8	1,0	1,3	2,5	2,2	0,25— 0,8

Die 24stündige Menge für den Menschen wurde in einzelnen Fällen direkt zu 300 bis 800, vereinzelt bis 1100 g gefunden. Die Pflanzenfresser bilden relativ mehr Galle als die Fleischfresser, kleine Tiere mehr als große.

Die Entfernung der gebildeten Galle aus der Leber geschieht vermutlich durch das mechanische Nachrücken des Sekrets, unterstützt durch die Kompression der Leber bei der Inspiration; die aus Fisteln ausfließenden Gallenmengen vermindern sich daher bei der verlangsamten Respiration nach Vagusdurchschneidung. Die Entleerung der Gallenblase aber und der großen Gallengänge geschieht wahrscheinlich durch eine gleichzeitig mit den Darmbewegungen eintretende Kontraktion ihrer glatten Muskelfasern (Heidenhain); dieselbe tritt auch reflektorisch auf Reizung der Magenschleimhaut ein (Doyon). Der Ductus choledochus hat einen Sphinkter (Oddi). Ueber das Schicksal der Galle im Darm s. unter Verdauung.

Rückenmarkreizung bewirkt Kontraktion der Gallenblase und wirkt daher anfangs gallenaustreibend; bald aber tritt durch vasomotorische Abnahme der Sekretion (s. oben) Verminderung des Ausflusses ein; beide Nervengattungen verlaufen im Splanchnikus (J. Munk, Doyon). Auch nach Durchschneidung der äußeren Nerven zeigen die Gallenwege spontane Peristaltik (Doyon). Der Sphinkter choledochi wird vom 1. Lendennerven innerviert (Oddi).

B. Der Harn.

Der menschliche Harn ist eine klare, in verschiedenen Nüancen gelbe, schwach saure Flüssigkeit von salzigbitterem Geschmack und aromatischem Geruch; spez. Gew. 1,005—1,030. Ein wenig Schleim aus den Schleimdrüsen der Blase ist ihm beigemischt und scheidet sich als „Wölkchen" ab.

1. Die Zusammensetzung des Harns.

Die hauptsächlichsten Harnbestandteile sind:

1. Wasser;
2. anorganische Salze, besonders Chloride, Phosphate, Sulfate des Natrium, Kalium, Ammonium, Kalzium und Magnesium; die Asche enthält auch Spuren von Eisen.
3. Gase: hauptsächlich Kohlensäure, daneben viel Stickstoff;
4. Harnstoff;
5. Harnsäure, in Form neutraler Alkalisalze;
6. Hippursäure, kann fehlen (s. unten);
7. gepaarte Schwefelsäuren und Glykuronsäuren, die Paarlinge größtenteils Produkte der Darmfäulnis (Kap. XI).

In kleineren Mengen finden sich:

8. Traubenzucker;
9. Oxalsäure und Oxalursäure (S. 96), in Salzen;
10. Paraoxyphenylessigsäure, Paraoxyphenylpropionsäure (S. 89), Skatolkarbonsäure (S. 92), Produkte der Darmfäulnis;
11. Kreatinin;
12. Nukleinbasen, hauptsächlich Xanthin und Hypoxanthin;
13. Harnfarbstoffe.

Außerdem sind neuerdings zwei S-haltige, dem Eiweiß angeblich nahestehende Säuren aus menschlichem Harn gewonnen worden: die Oxyproteïnsäure (Bondzynski & Gottlieb) oder Uroprotsäure (Cloetta), und die Alloxyproteïnsäure (Bondzynski & Panek). Der Hundeharn enthält regelmäßig Kynurensäure (S. 95).

Die gepaarten Schwefelsäuren (besonders Phenyl- und Indoxylschwefelsäure) haben lösliche Bariumsalze, und liefern erst nach hydrolytischer Spaltung (Kochen des Harns mit Salzsäure) gewöhnliche, durch Bariumchlorid fällbare Schwefelsäure, und daneben Phenol etc., welche abdestilliert werden können. Diese Säuren

kommen, entsprechend ihrer Herkunft, hauptsächlich im Harn der Pflanzenfresser vor, deren langer Darm die Fäulnis begünstigt (J. MUNK); ferner nach Umbindung des Darms oder bei pathologischen Stauungen (JAFFE). Die Indoxylschwefelsäure (auch Indikan genannt) kann zur Bildung von Indigoblau Anlaß geben.

Von den drei organischen Hauptbestandteilen wiegt bei den fleischfressenden Säugetieren wie beim Menschen der Harnstoff bedeutend vor, daneben sehr wenig Harnsäure, beim Hunde Kynurensäure; keine, oder nur Spuren von Hippursäure; bei den Pflanzenfressern wenig Harnstoff, viel Hippursäure, keine Harnsäure. Wandelt man gewaltsam die Nahrung um, so ändert sich dem entsprechend auch der Harn. Auch der menschliche Harn ändert mit der Nahrung seine Verhälthältnisse (s. unten); namentlich mehrt sich beim Genuß von Pflanzenkost die Hippursäure, schwindet dagegen bei bloßer Fleischkost. Der breiige, gleich nach der Entleerung fest werdende Harn der Vögel, Reptilien, Insekten u. s. w. besteht dagegen überwiegend aus Harnsäure oder harnsauren Salzen, in einer eiweißhaltigen Flüssigkeit suspendiert; der Vogelharn enthält daneben auch Harnstoff, Ammoniak, Kreatin etc. (MEISSNER).

Als inkonstante, spurweise vorkommende, oder zweifelhafte Bestandteile sind noch anzuführen: Alloxan, Allantoin (beim Hunde besonders reichlich nach Fütterung mit nukleoproteidreichen Geweben, wie Thymus), Rodankalium (KÜLZ, GSCHEIDLEN, vom Speichel herstammend), Azeton, Paramilchsäure, Bernsteinsäure (MEISSNER), Dioxyphenylessigsäure (auch Homogentisinsäure genannt), Dioxyphenylmilchsäure (auch Uroleuzinsäure genannt), Salpetersäure (WEYL), unterschweflige Säure (bei Fleischfressern, SCHMIEDEBERG), Spuren von Albumin und Peptonen, sämtliche Verdauungsfermente, bes. Pepsin und Trypsin. Im Harne wirbelloser Tiere findet sich neben Harnsäure vielfach Guanin.

Die quantitative Zusammensetzung des menschlichen Harns inbezug auf einige Hauptbestandteile ergibt sich aus folgenden Mittelzahlen (J. VOGEL).

24stündige Menge 1500 g; spez. Gew. 1.020.

	in 24 Stunden	in 1000 Teilen
Wasser	1440 g	960
Feste Bestandteile	60 „	40
Harnstoff	35 „	23,3
Harnsäure	0,75 „	0,5
Hippursäure	0,1—0,3 „	0,07—0,2
Chlornatrium	16,5 „	11,0
Phosphorsäure	3,5 „	2,3
Erdphosphate	1,1 „	0,8
Schwefelsäure	2,0 „	1,3
Ammoniak	0,65 „	0,4
Säuregrad als Oxalsäure	3,0 „	2,0

Der Säuregrad ist nur deswegen als Oxalsäure ausgedrückt, weil die zur alkali-

metrischen und azidimetrischen Titrierung dienenden Flüssigkeiten von dieser Säure ausgehen.

Die Farbe des Harns variiert mit seiner Konzentration, sie ist am dunkelsten in dem konzentrierten Morgenharn (urina sanguinis), am hellsten in dem nach reichlichem Getränk gelassenen (urina potus).

Die saure Reaktion rührt meist von dem Gehalt an saurem Alkaliphosphat PO_4NaH_2 her (Liebig); zuweilen ist der normale Harn alkalisch durch PO_4Na_2H oder Soda, nämlich nach dem Genuß von kaustischen, kohlensauren oder pflanzensauren Alkalien (S. 580). Beim Stehen des Harnes tritt, um so schneller je höher die Temperatur, eine durch zutretende Organismen bewirkte Fäulnis, die sog. alkalische Gährung ein, bei welcher hauptsächlich der Harnstoff sich in kohlensaures Ammoniak verwandelt, und letzteres alkalische Reaktion und den bekannten Geruch des Pissoirs u. dgl. verursacht.

Die Harne der Pflanzenfresser sind meist von Anfang an alkalisch, teils klar (Kuhharn), teils durch Kalksalze trüb (Pferde- und Kaninchenharn). Bei der alkalischen Gärung trübt sich auch der menschliche Harn, teils durch die Organismen, teils durch Sedimente von harnsaurem Ammoniak, phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia etc.

Vor der alkalischen Gärung scheidet der Harn Harnsäure und saure Urate ab, jedoch nicht, wie früher angenommen wurde, durch eine Säurebildung (saure Gärung), sondern durch Umsetzung neutraler Urate mit sauren Phosphaten zu saurem Urat und neutralem Phosphat. Die saure Reaktion nimmt nicht zu, sondern von Anfang an durch Harnstoffzersetzung ab (F. Hofmann, Röhmann).

Zufällige Harnbestandteile.

Zahlreiche Substanzen, welche mit der Nahrung oder als Arznei etc. in den Körper eingeführt sind, werden als Harnbestandteile ausgeschieden.

Ein Teil dieser Substanzen geht unverändert in den Harn über, andere mehr oder weniger verändert, oder in Verbindung mit Produkten des Organismus. Die Untersuchung dieser Vorgänge ist u. a. deswegen von Wichtigkeit, weil gewisse intermediäre Stoffwechselprodukte, d. h. solche, welche unter gewöhnlichen Umständen sich weiter verwandeln und daher verborgen bleiben, durch ihre Verbindung mit genossenen Substanzen gleichsam abgefangen, und so im Harne nachweisbar werden (z. B. Glykokoll, s. unten).

1. Unverändert gehen in den Harn über: Wasser, viele Salze, viele Alkaloide, Alkohol (nur zu einem kleinen Teil), manche Farbstoffe.

2. Nur wenig verändert gehen über: Gerbsäure (hydrolytisch gespalten als Gallussäure: $C_{14}H_{10}O_9 + H_2O = 2C_7H_6O_5$), manche Farbstoffe.

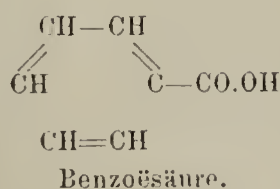
Nach Genuß oder Einatmung von Terpentinöl riecht der Harn nach Veilchen

(deren ätherisches Oel zu den Terpentinölen gehört). Der unangenehme Geruch des Harns nach Spargelgenuß rührt von Methylmerkaptan her (Nencki).

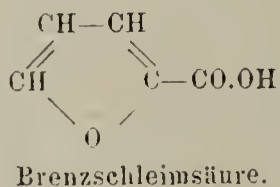
3. In höher oxydiertem Zustande gehen in den Harn über: manche Oxydule als Oxyde; manche organische Säuren, wenn sie mit Alkalien verbunden sind, als Alkalikarbonat (wodurch der Harn alkalisch wird), z. B. Milchsäure, Bernsteinsäure, Weinsäure, Zitronensäure, Aepfelsäure (Wöhler); Benzol als Phenol (Naunyn & Schultzen), zum Teil auch als Brenzkatechin und Hydrochinon (Nencki & Giacosa); diese Körper paaren sich mit Schwefelsäure (s. unten); Hypoxanthin bei Vögeln als Harnsäure (v. Mach); Harnsäure zum Teil als Allantoin (Salkowski). Substanzen, welche vollständig oxydiert werden, also in CO_2 und H_2O übergehen, liefern keinen besonderen Harnbestandteil.

4. Viele Substanzen verbinden sich bei ihrem Durchgang durch den Organismus mit intermediären Stoffwechselprodukten (s. oben), welche meist Säuren sind, und gehen so in den Harn über. Der merkwürdigste und zuerst entdeckte Vorgang dieser Art ist die Paarung eingegebener Benzoësäure mit Glykokoll zu Hippursäure (Wöhler 1824). Außer mit Glykokoll kommen Paarungen vor mit Zystein, Schwefelsäure, Glykuronsäure, Karbaminsäure etc.

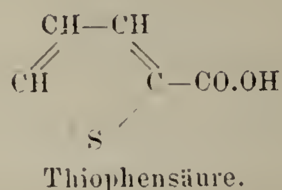
Paarungen mit Glykokoll. Hippursäure entsteht außer durch Genuß von Benzoësäure auch durch solchen von Benzaldehyd C_7H_6O (Bittermandelöl)*), Phenylpropionsäure, Zimmtsäure (Phenylakrylsäure $C_9H_8O_2$), Chinasäure ($C_7H_{12}O_6$); ferner (Nencki & Giacosa) Aethyl- und Propylbenzol ($C_6H_5.C_2H_5$ und $C_6H_5.C_3H_7$); bei ersterem entsteht zunächst Azetophenon ($C_6H_5.CO.CH_3$). In allen diesen Fällen oxydiert sich die Seitenkette, falls sie nicht schon Karboxyl ist, bis zu Karboxyl, so daß zunächst Benzoësäure entsteht, an welche sich Glykokoll anlegt. Substituierte Benzoësäuren, z. B. Chlorbenzoësäure, Nitrobenzoësäure, Salizylsäure (Ortho-Oxybenzoësäure), Anissäure (Methylparaoxybenzoësäure), bilden die entsprechend substituierten Hippursäuren (Chlorhippursäure, Salizylursäure, Anisursäure), ebenso die analoge Naphthalinkarbonsäure. Phenylessigsäuse paart sich wie Phenylameisensäure (Benzoësäure) mit Glykokoll (zu Phenazetursäure, Salkowski). Auch eine nicht aromatische, aber ebenfalls eine geschlossene Kette enthaltende Substanz, die Brenzschleimsäure $C_5H_4O_3$, paart sich im Organismus mit Glykokoll („Pyromykursäure“ $C_7H_7NO_4 = C_5H_4O_3 + C_2H_5NO_2 - H_2O$), sobald sie, oder ihr Aldehyd, das Furfurol $C_5H_4O_2$, eingeführt wird (Jaffe & Cohn). Ebenso verhält sich die ganz analoge Thiophensäure $C_5H_4SO_2$ (Jaffe & Levy).



Benzoësäure.



Brenzschleimsäure.



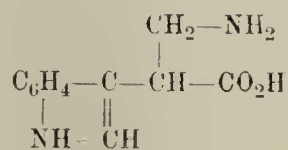
Thiophensäure.

*) Beim Hunde geht ein Teil des eingegebenen Benzaldehyds statt in Hippursäure in Benzamid über, d. h. es findet eine Paarung der Benzoësäure mit bloßem Ammoniak statt (R. Cohn).

Die Hippursäure im Harn der Pflanzenfresser bildet sich höchst wahrscheinlich durch Genuß eines der Benzoësäure nahestehenden pflanzlichen Stoffes. Als solcher ist vielleicht die Kutikularsubstanz der Pflanzen zu betrachten, welche der Chinasäure in ihrer Zusammensetzung am nächsten zu stehen scheint (MEISSNER & SHEPARD); diejenigen Pflanzenteile, welche keine Kutikularsubstanz besitzen, z. B. die unterirdischen Pflanzenteile, enthülste Getreidekörner, geben keine Hippursäure. Gegen jene Annahme wird jedoch angeführt, daß mit verdünnter Schwefelsäure erschöpftes Heu keine Hippursäure liefert (WEISKE).

Es gibt aber noch eine andere Quelle der Hippursäure, nämlich die Eiweißfäulnis im Darm (BAUMANN), so daß auch der Hund stets etwas Hippursäure ausscheidet. Da das Eiweiß u. a. die Phenylpropionsäuregruppe enthält, welche zu den Hippursäurebildnern gehört (s. oben), ist der Vorgang verständlich.

Die Kynurensäure des Hundeharns entsteht nach neuerer Feststellung (ELLINGER) aus der Tryptophanpruppe des Eiweißes durch eine eigenartige Synthese: dem Tryptophan kommt nicht die S. 94 angegebene, sondern wahrscheinlich die nebenstehende Konstitution zu.

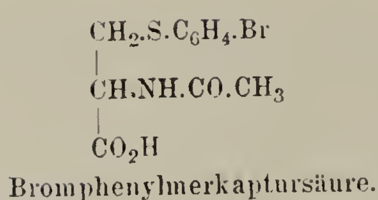


Paarungen mit Ornithin (S. 94). Bei Vögeln paart sich dargereichte Benzoësäure nicht mit Glykokoll, sondern mit Ornithin zu Ornithursäure ($C_{19}H_{20}N_2O_4 = C_5H_{12}N_2O_2$ (Ornithin) $+ 2\,C_7H_6O_2 - 2\,H_2O$, JAFFE); ebenso paart sich hier Furfurol resp. Brenzschleimsäure mit Ornithin (JAFFE & COHN).

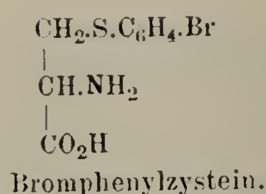
Paarungen mit Schwefelsäure. Fast alle Phenole (einfaches Phenol, Brenzkatechin, Hydrochinon, Kresol) gehen, wenn sie in den Körper eingeführt sind, mit Schwefelsäure gepaart in den Harn über (BAUMANN u. A.); über natürliche Vorkommnisse dieser Art s. oben S. 577. Nicht oxydierte Benzole (Benzol, Toluol, Naphthalin, Indol, Skatol) oxydieren sich zuvor, und paaren sich sich dann mittels der erlangten OH-Gruppe.

Paarungen mit Glykuronsäure (S. 102) zeigen namentlich viele N-freie Substanzen, wenn sie in den Körper eingeführt sind; auch hier kommen zuvor Umwandlungen in Alkohole, sei es durch Oxydation, sei es durch Reduktion (bei Aldehyden) vor, und Paarung mittels des OH des Alkohols. Beispiele: Chloral (Trichloraldehyd $CCl_3.COH$) reduziert sich zu Trichloralkohol $CCl_3.CH_2.OH$, welcher mit Glykuronsäure gepaart als Urochloralsäure $C_8H_{11}Cl_3O_7$ im Harn auftritt; genau ebenso verhält sich Butylchloral ($C_4H_5Cl_3O$), welcher Urobutylchloralsäure $C_{10}H_{15}Cl_3O_7$ liefert (v. MERING & MUSCULUS, KÜLZ). Kampfer $C_8H_{14}\left\langle\begin{matrix}CH_2\\|\\CO\end{matrix}\right.$ oxydiert sich zu Kampferol $C_8H_{14}\left\langle\begin{matrix}CH.OH\\|\\CO\end{matrix}\right.$, und wird als Kampferolglykuronsäure $C_{16}H_{24}O_7$ ausgeschieden (WIEDEMANN; SCHMIEDEBERG & H. MEYER). Aehnlich verhalten sich Nitrotoluol (JAFFE), Terpene (HILDEBRAND u. A.), und auch das Indol paart sich zum Teil mit Glykuronsäure (SCHMIEDEBERG). Alle diese Paarungen sind linksdrehend (S. 102).

Paarungen mit Merkaptursäure. Brombenzol (C_6H_5Cl) geht bei Hunden als Bromphenylmerkaptursäure $C_{11}H_{12}BrSNO_3$ in den Harn über (BAUMANN & PREUSSE, JAFFE), welche auch synthetisch dargestellt ist (FRIEDMANN). Sie zerfällt in Essigsäure und Bromphenylzystein, aus welchem sich durch Reduktion phenyliertes Zystein (S. 95) gewinnen läßt.



Bromphenylmerkaptursäure.



Bromphenylzystein.

Paarungen mit Karbaminsäure (S. 95). Sarkosin paart sich im Organismus mit Karbaminsäure zu Sarkosinkarbaminsäure oder Methylhydantoinsäure (vgl. S. 96). $H_2N.CO.NH.CH(NH_2).CO_2H$; ebenso Taurin zu Taurokarbaminsäure $H_2N.CO.NH.CH_2.CH_2.SO_2.OH$ (Schultzen). Aehnlich verhält sich in beschränktem Maße auch Tyrosin (Jaffe, Blendermann) und Amidobenzoësäure (Salkowski).

Andere eingeführte Amidosäuren und Amide erscheinen größtenteils als Harnstoff im Harn, so Glykokoll, Leuzin, Asparaginsäure, Asparagin, ebenso Ammoniak (Schultzen & Nencki, Hallervorden, v. Knieriem u. A.); über letzteres s. unten. Blausäure und Zyanide werden als Sulfozyanide ausgeschieden (Lang, Heymans). Auch Methylierungen und Azetylierungen sind bei einer Anzahl von Substanzen beobachtet (His jun., R. Cohn), z. B. beim Pyridin.

2. Die Absonderung des Harns.

Ursprung der Harnbestandteile.

Der Harn wird in der Rindensubstanz der Niere, und zwar beständig, gebildet. Die Streitfrage, ob seine organischen Bestandteile im Blute präexistieren oder erst in der Niere aus anderen Blutbestandteilen gebildet werden, ist zunächst für den Harnstoff in ersterem Sinne entschieden. Das Blut enthält beständig Harnstoff, und bei Vögeln auch Harnsäure (bestritten von Garrod), und zwar in genügender Menge, um den Harnstoffgehalt des Harns zu liefern; außerdem ist der Harnstoffgehalt im Nierenarterienblute größer als im Venenblute (Picard, Gréhant), und vermehrt sich nach Unterbindung oder Exstirpation der Nieren (Prevost & Dumas 1823, Meissner, Voit, Gréhant). Aehnliche Beobachtungen existieren für die Harnsäure, deren Anhäufung nach Nierenexstirpation bei Schlangen und Vögeln ohne weiteres sichtbar ist, da sie wegen ihrer Unlöslichkeit weiße Inkrustationen bildet (Meissner, Pawlinoff, v. Schröder). Dagegen wird die Hippursäure in der Niere selbst gebildet: sie fehlt meist im Blute (Meissner & Shepard), und die Niere vermag Benzoësäure und Glykokoll, wenn Sauerstoff zugegen ist, zu Hippursäure zu verbinden, mögen dieselben dem durchströmenden Blute beigemischt sein oder mit Nierensubstanz digeriert werden (Bunge & Schmiedeberg, Kochs). Auch der Harnfarbstoff wird anscheinend erst in der Niere gebildet (vermutlich aus Blutfarbstoff). Abgesehen von der Hippursäurebildung, und vielleicht der Farbstoffbildung, hat also die

Niere eine lediglich abscheidende Funktion. Die Entstehung der sauren Reaktion ist nicht aufgeklärt.

Der Harnstoffgehalt des Blutes beträgt im Mittel beim Menschen 0,06, beim Hunde 0,1, beim Schwein 0,028, bei der Gans 0,017 pCt.: denselben Gehalt haben die meisten Organe (Schöndorff).

Die Hippursäurebildung geschieht in den obigen Versuchen auch ohne Zusatz von Glykokoll, wenn auch langsamer. Bei manchen Tieren enthält das Blut nach Nierenexstirpation Hippursäure; es muß also auch andere, vikariierende Bildungsstätten für letztere geben. Ueber Entstehung einer pressorischen Substanz in den Nieren s. S. 523.

Die Exstirpation beider Nieren tötet die Tiere rasch, unter den noch nicht genügend erklärten Erscheinungen der Urämie. Bei Hunden tritt Erbrechen und Durchfall auf, durch welche große Wassermengen, und zwar stark ammoniakhaltig, entleert werden (Bernard & Barreswil); vermutlich findet eine vikariierende Wasser- und Harnstoffausscheidung durch die Magen- und Darmschleimhaut statt, und eine Verwandlung des Harnstoffs in Ammoniumkarbonat; letzterem werden von Einigen die nervösen Erscheinungen der Urämie (Betäubung, Konvulsionen) zugeschrieben, während Andere sie vom angehäuften Harnstoff herleiten. Einen wesentlichen Anteil an den Erscheinungen sollen außerdem andere giftige Produkte (sog. Toxine) haben, welche normal im Harn zur Ausscheidung gelangen. Endlich hat die mangelhafte Ausscheidung von Wasser und Salzen Abnormitäten des osmotischen Druckes in den Flüssigkeiten und Geweben zur Folge, und zwar im Allgemeinen eine Hypertonie (v. Korányi).

Die Erscheinungen der Harnretention treten auch dann ein, wenn der schon gebildete Harn durch Verschluß der Abflußwege an der Ausscheidung gehindert wird. Namentlich wird bei Vögeln die Harnsäureretention durch Inkrustationen sichtbar (s. oben), wenn die Harnleiter, die Harnröhre oder die Kloake unterbunden werden (Galvani, Zaleski).

Die Entstehung der hauptsächlichsten Harnbestandteile ist nur für den Harnstoff einigermaßen aufgeklärt. Die ältere Annahme, daß derselbe in allen eiweißzersetzenden Organen, namentlich im Muskel, direkt entstehe, ist fast aufgegeben, seit Beziehungen der Leber zur Harnstoffbildung nachgewiesen sind. Die Leber ist nicht allein harnstoffreicher als das Blut (Meissner), sondern bildet auch Harnstoff, wenn mit Ammoniumkarbonat versetztes Blut hindurchgeleitet wird (v. Schröder). Ferner wird die Harnstoffausscheidung vermehrt, wenn kohlensaures oder pflanzensaures Ammoniak in den Magen gelangt (Feder & Voit), und dies findet nicht mehr statt, nachdem die Leber durch die Eck'sche

Fistel (S. 574) ausgeschaltet ist (NENCKI & PAWLOW). Jedoch hört die Harnstoffbildung nach Anlegung der ECK'schen Fistel nicht auf.

Auch Harnsäure scheint in der Leber, besonders bei Vögeln, sowohl aus Ammoniaksalzen wie aus Harnstoff zu entstehen. Auch an Harnsäure ist die Leber bei Vögeln reicher als das Blut (MEISSNER), und eingeführter Harnstoff wird beim Vogel als Harnsäure ausgeschieden (MEYER & JAFFE). Vor allem aber scheiden entleberte Gänse statt der Harnsäure nur Ammoniak und Milchsäure ab (MINKOWSKI). Andrerseits ist aber beim Menschen trotz hochgradiger Leberzirrhose die Harnsäureausscheidung nicht vermindert (HORBACZEWSKI); es muß also auch für Harnsäure noch andere Bildungsstätten geben. Auch synthetische Bildung von Harnsäure aus Harnstoff und N-freien Säuren wie Malonsäure, Tartronsäure, Mesoxalsäure (S. 88) ist in ausgedehntem Maße für die Vögel, in geringem auch für Säugetiere erwiesen (WIENER). Ein Teil der Harnsäure wird direkt aus Nukleinsubstanzen und Purinkörpern der Nahrung gebildet; z. B. tritt bei Fütterung von Hunden mit Thymussubstanz neben Allantoin (S. 580) reichlich Harnsäure im Harn auf (MINKOWSKI u. A.).

Bemerkenswert ist, daß nach dem Gesagten die Leber das Ammoniak, ein direkt giftiges Produkt der Eiweißzersetzung, in weniger giftige und leicht ausscheidbare Substanzen synthetisch umwandelt. Auch die Hippursäurebildung ist vielleicht eine synthetische Entgiftung, da Benzoësäure giftig ist (WIENER).

Mechanismus und Menge der Absonderung.

Da das Wasser den Hauptbestandteil des Harns bildet, und für das Volumen und die Erscheinung desselben maßgebend ist, so ist die Art der Wasserabscheidung in der Niere die erste sich darbietende Frage. Nun zeigt sich die Harnmenge in erster Linie von der Zirkulation abhängig (LUDWIG mit GOLL, MAX HERRMANN u. A.; ECKHARD, TRAUBE). Jede pathologische oder experimentelle Verminderung des arteriellen Blutdrucks, allgemein oder in der Nierenarterie, vermindert die Harnmenge, z. B. Herzkrankheiten, Pulsverlangsamung, Rückenmarkdurchschneidung, Verengerung der Nierenarterie, mechanisch oder durch Splanchnikusreizung, während Steigerung sie vermehrt (Durchschneidung des Splanchnikus, Reizung des Rückenmarks); sinkt der Aortendruck unter 40 bis 50 mm Hg, so hört die Harnbildung auf. In zweiter Linie ist die Harnmenge vom Wassergehalt des Blutes abhängig, wird z. B. durch Trinken rasch gesteigert, durch reichliches Schwitzen vermindert. Ferner führt Steigerung der Harnstoffbildung im Körper auch zu gesteigerter Wasser-, d. h. Harnausscheidung. Endlich gibt es zahlreiche „harn-

treibende" Substanzen in Nahrungsmitteln (Bier, Kaffee), Arzneistoffen und Giften.

Die erstgenannten Einflüsse deuten auf ein filtratorisches Moment bei der Wasserausscheidung hin, für welches auch die Anatomie der Niere spricht. Die am Ende der gewundenen Harnkanälchen sitzenden Kapseln enthalten den arteriellen, und doch mit kapillardünnen Wänden begabten Gefäßknäuel, dessen hoher Druck (da das Vas efferens sich noch einmal in Kapillaren auflöst) und dessen große Oberfläche die Annahme einer Filtration in die Kapsel rechtfertigt (Ludwig).

Diese Ansicht wird jedoch angefochten, und zwar aus folgenden Gründen (Heidenhain): 1. Verengerung oder Verschließung der Nierenvene steigert die Harnbildung nicht, sondern hebt sie auf, nachdem vorher spärlicher eiweißhaltiger Harn abgesondert war (H. Meyer, Frerichs); indes ist es möglich, daß die venöse Stauung die Harnkanälchen komprimiert und auch sonstige unberechenbare Störungen macht; neuerdings ist in der Tat vermehrte Harnbildung beobachtet (Schwarz). 2. Vorübergehende Verschließung der Nierenarterie zieht eine längere Unterbrechung der Harnbildung nach sich, nachdem die Zirkulation längst wiederhergestellt ist (Overbeck). 3. Die Harnvermehrung durch Trinken müßte nach der Filtrationstheorie aus der Volumvermehrung und Drucksteigerung des Blutes erklärt werden; jedoch macht reichliches Getränk keine Blutdrucksteigerung (Pawlow), und andrerseits macht Injektion von Blut oder Serum in die Gefäße keine Harnvermehrung (Ponfick, Magnus). Diese Bedenken haben Anlaß gegeben, der Filtrationstheorie eine andere entgegenzustellen, nach welcher die den Glomerulus bedeckenden Epithelzellen die Wasserabsonderung bewirken: diese Zellen würden durch Arterienverschluß funktionsunfähig werden (Heidenhain). Die Versuche über Sekretion künstlich durchströmter Nieren konnten bisher die Frage nicht entscheiden, obwohl hierbei Harn gebildet wird (Roy; J. Munk & Senator).

Sehr bemerkenswert ist, daß die normale Niere das Serumeiweiß nicht in den Harn austreten läßt; auch in die Gefäße injiziertes Serumalbumin derselben Tierart geht nicht über, wohl aber Hühnereiweiß (Stokvis), und Serumeiweiß anderer Tierarten (S. 477); ferner ins Plasma ausgetretenes Hämoglobin (S. 575). Außer durch Nierenerkrankungen wird der Harn auch durch Kompression der Brust eiweißhaltig (Schreiber), eine noch nicht genügend erklärte Erscheinung.

Die Abscheidung der gelösten Harnbestandteile ist nachweisbar eine Funktion der gewundenen Harnkanälchen, deren Zellen diese Substanzen in spezifischer Weise aus dem Blute anziehen und an das Harnwasser abgeben (Bowman, Heidenhain). Schon die saure Reaktion des Harns bei Fleischfressern beweist, daß Zellprozesse im Spiel sein müssen, da das Blut alkalisch reagiert. Pathologische Entartung der Kanalzellen stört die Sekretion. Ferner sieht man bei Vögeln die harnsäurehaltigen Harnkugeln innerhalb der Zellen entstehen, durch deren Zerfall sie erst frei zu werden scheinen, ebenso bei Säugetieren

nach Injektion von harnsaurem Natron (v. WITTICH, MEISSNER); vor allem aber sieht man nach Injektion gewisser Farbstoffe in die Gefäße nur die Epithelien der gewundenen Harnkanälchen von ihnen gefärbt, während die Kapseln und die graden Kanälchen frei bleiben; die Kapseln liefern nur die Flüssigkeit, welche diese Stoffe aus den Zellen auswäscht; werden die Kapseln durch Aetzung zerstört, so bleibt der Farbstoff in den gewundenen Kanälchen liegen; Aehnliches tritt ein, wenn durch Rückenmarkdurchschneidung (s. oben) die Filtration aus den Glomerulis abnimmt (HEIDENHAIN).

Früher wurde auch die Abscheidung der festen Harnbestandteile rein physikalisch erklärt: das Filtrat der Glomeruli müßte diese Substanzen schon, wenn auch in großer Verdünnung, enthalten, und sollte sich durch resorptiven Wasserverlust in den Harnkanälchen zu Harn konzentrieren (LUDWIG). Auch diese Theorie findet neuerdings wieder Vertreter (v. SOBIERANSKI). — Die große Länge der gewundenen Harnkanälchen und der HENLE'schen Schleifen vermehrt die sezernierende Epithelfläche; die Zellen derselben zeichnen sich durch eine eigentümliche radiale Streifung aus. Vermutlich ist auch die Bildung der Hippursäure und des Harnfarbstoffs (S. 583) diesen Zellen zuzuschreiben, möglicherweise auch die pathologische Eiweißausscheidung, welche jedoch Andere in die Glomeruli verlegen und aus abnorm hohem Filtrationsdruck erklären. Die künstlich mit Blut durchströmte Niere (s. oben) soll besonders auf Zusatz von Harnstoff zum Blut Harn absondern; hieraus würde folgen, daß Harnstoff die Nierenzellen zur Tätigkeit anregt (ABELES).

Die Mengen der festen Harnbestandteile hängen wesentlich von ihrer Bildung im Stoffwechsel ab, besonders die des Harnstoffs, worüber Spezielleres in Kap. XII. Der Säuregrad des Harns ist sehr variabel. Während der Magenverdauung, namentlich wenn man die Resorption der Magensäure im freien Zustande hindert (durch Neutralisation mittels eingegebenen Kalziumkarbonats), wird der Harn neutral und alkalisch (MALY); dasselbe tritt ein, wenn die Magensäure durch Fisteln, Erbrechen oder Auspumpen entleert wird (MALY, STEIN, QUINCKE). Durch Muskelanstrengung nimmt nach einigen Autoren der Säuregrad des Harns zu. Die mittlere tägliche Säuremenge bleibt jedoch ziemlich konstant (STICKER & HÜBNER).

Einflüsse des Nervensystems.

Nerveneinflüsse auf die Nierensekretion sind unzweifelhaft vorhanden. Gemütsbewegungen, Nervenleiden vermehren häufig die Harnmenge; die Wirkungen der Operationen am Rückenmark und Splanchnikus sind schon oben (S. 585) erwähnt; endlich bewirkt Verletzung bestimmter Stellen des Kopfmarks abnorm vermehrte Harnsekretion, sei es mit Zuckergehalt des Harns, Diabetes mellitus (Kap. XI), sei es ohne

solchen, Diabetes insipidus, Polyurie (Bernard). Alle diese Einwirkungen können jedoch auf Gefäßveränderungen zurückgeführt werden. Eigentlich sekretorische Nerveneinflüsse sind bisher nicht erwiesen.

Die nach Trennung des Plexus renalis beobachtete Albuminurie (Krimer, Brachet, Müller & Peipers) ist noch nicht aufgeklärt.

Registrierung des Nierenvolums mit dem Onkographen (Cohnheim & Roy, vgl. S. 517) ergibt kardiale und respiratorische Volumschwankungen, welche denjenigen der Arterien genau parallel gehen, ferner asphyktische Verkleinerung, entsprechend dem asphyktischen Gefäßkrampf. Da letztere auch nach Durchschneidung der Splanchnici eintritt, dagegen nach Durchschneidung aller in den Hilus eintretenden Nerven ausbleibt, müssen letztere auch aus anderen Bahnen außer den Splanchnici Gefäßnerven erhalten. Reizung des Splanchnikus macht Verkleinerung. Durchschneidung hat meist keine vergrößernde Wirkung; ein Tonus der im Splanchnikus verlaufenden Nervenfasern ist also nicht nachweisbar. Die Wirkungen der Splanchnikusreizung werden übrigens durch die gleichzeitige Veränderung des allgemeinen Blutdrucks kompliziert (Bradford). Bei vermehrter Harnbildung (durch Kochsalz-, Harnstoffzufuhr oder Koffeindiurese) findet meist Gefäßerweiterung statt: jedoch ist diese nicht die Ursache, sondern wahrscheinlich nur Begleiterscheinung der Sekretion, wie in den Speichel- und anderen Drüsen (Gottlieb & Magnus). Die Gefäßnerven der Niere stammen aus den unteren Dorsalnerven (hauptsächlich 11. bis 13.) und den oberen Lumbarnerven; sie enthalten auch erweiternde Fasern, denn geringe Reizfrequenz (S. 519) macht Volumvergrößerung (Bradford). Der Vagus hat keine vasomotorische Einwirkung.

Der Widerstand der Gefäßbahn in der Hundeniere ist gleich demjenigen einer 35 Meter langen Nierenarterie (vgl. S. 503); durch harntreibende Mittel wird er um ein Drittel herabgesetzt (Hürthle nach Versuchen von Tigerstedt).

Kälte (25° Körpertemperatur beim Kaninchen) unterdrückt die Harnsekretion (Knoll).

3. Die Herausbeförderung des Harns.

Der sezernierte Harn gelangt aus den gewundenen Harnkanälchen in ihre Fortsetzung, die graden, welche, nach mehrfachen gabeligen Vereinigungen, an der Oberfläche der Nierenpapillen in die Nierenkelche und das Nierenbecken münden. Alle diese Teile sind stets mit Harn gefüllt; ein Rücktritt aus dem Becken in die Kanälchen ist unmöglich, weil jeder erhöhte Druck in jenem die Mündungen der letzteren zusammendrückt. Aus den beiden Nierenbecken gelangt der Urin durch die beiden Ureteren in das Reservoir, die Harnblase, und zwar durch periodische wellenförmig ablaufende Kontraktionen der ersteren.

Die Ureterwellen haben beim Kaninchen eine Geschwindigkeit von 20—30 mm in der Sekunde. Jede Reizung des Ureters bewirkt eine nach beiden Seiten ablaufende Kontraktionswelle; dies geschieht auch in gänzlich ganglienlosen Ureterstücken, die Welle scheint also bloß durch Muskelleitung sich fortzupflanzen. Die spontanen Wellen laufen auch nach Durchschneidung der äußeren Nerven ab, und können auch nicht von einer direkten Reizung der Wand durch den in den Ureter eintretenden Harn

abgeleitet werden, denn sie bestehen noch nach Aufhebung der Harnsekretion. (Engelmann.) Erhöhter Druck im Ureter vermehrt die Frequenz der Wellen (Sokoloff & Luchsinger). Am Menschen ist bei Rektovaginalfistel (Zamschin), Blasenvorfall (Fedorow) und bei Operationen (Greig Smith) die Ureterbewegung direkt beobachtet.

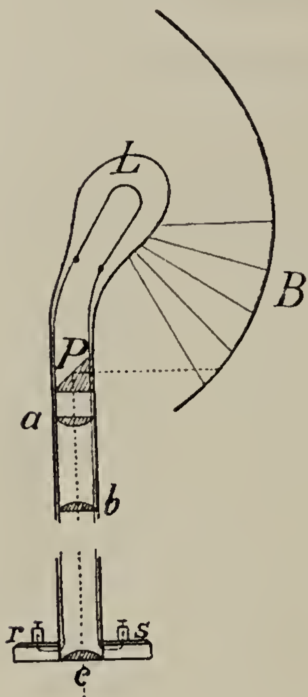


Fig. 212.

Das Zystoskop (Leiter, Nitze), ein Fig. 212 schematisch dargestelltes katheterartiges Instrument, welches in die Blase eingeführt wird, gestattet die Entleerung des Ureters an jeder Person zu beobachten. L ist ein Glühlämpchen (die Leitungsdrähte desselben enden in den Klemmen rs), welches einen Teil der Blasenwand B beleuchtet; das Reflexionsprisma P, dessen eine Kathetenfläche in die Röhrenwand fensterartig eingesetzt ist, wirft das reflektierte Licht in die einem terrestrischen Fernrohr entsprechende Linsenkombination $a\,b\,c$, so daß man, wenn die Blase statt mit Harn mit warmem Wasser erfüllt ist, die Uretermündung sehen kann. Am besten erkennt man jede Entleerung als einen blauen Strahl, wenn man indigschwefelsaures Natron subkutan injiziert hat. Die Entleerungen erfolgen etwa in Minutenintervallen. Aus dem etwas längeren rechten Ureter kommen die Wellen etwas weniger frequent in der Blase an, als aus dem linken, liefern aber etwas mehr Harn, vielleicht weil die rechte Niere größer ist (Fedorow). Der Einfluß des Nervensystems, der Erstickung u. dgl. soll ähnlich sein wie bei Blase und Darm (Protopopow); Reizung der N. hypogastrici wirkt beschleunigend (Fagge).

Die Harnblase, welche in leerem Zustande von vorn nach hinten abgeplattet ist, wird durch den sich ansammelnden Harn entfaltet und ausgedehnt, wobei der Scheitel über die Symphyse emporsteigt; sie faßt 1,5—1,8 Liter. Der Rücktritt des Harns in die Ureteren ist dadurch verhindert, daß die letzteren die Blasenwand schief durchbohren, so daß ein Druck von innen den Kanal verschließt. Die Entleerung in die Harnröhre wird durch einen permanent kontrahierten Schließmuskel (Sphinkter vesicae), beim Manne auch wohl durch die Elastizität der Prostata verhindert; bei Harndrang kommt noch willkürliche Kontraktion der Harnröhrenkompressoren (Budge) hinzu. Der Tonus des Blasensphinkter wird dadurch bewiesen, daß im Leben die Blase einen höheren Harndruck aushält, ohne sich zu entleeren, als nach dem Tode (Heidenhain & Colberg u. A.). Die nähere Ursache des Harndrangs muß in der Erregung sensibler Nerven durch die Spannung der Blasenwand gesucht werden, welche durch aktive Kontraktion derselben gesteigert wird. Dem Harndrang soll stets Kontraktion vorangehen (Guyon). Die Ansicht, daß der Harndrang vom Eindringen einer Harnportion in die Harnröhre herrühre, wird dadurch widerlegt, daß er auch bei Füllung der

Blase mit Wasser mittels eines Katheters, und zwar bei bestimmtem Druck (etwa 18—20 cm Wasser) auftritt (Mosso & Pellacani); ist das Wasser kalt, so daß der Tonus der Blase stärker wird (s. unten), so stellt sich dieser Druck schon bei geringerer Füllung her. (Jedoch kommt pathologisch auch Harndrang durch Reizung der Harnröhre vor.) Der gewöhnliche Blasendruck beträgt in der Rückenlage 13—15 cm Wasser, und wird im Stehen höher (Schatz, Dubois).

Verbindet man die Blase durch einen Katheter mit einer plethysmographischen Vorrichtung (Mosso & Pellacani), so zeigen sich sowohl passive als aktive Volumschwankungen; erstere entsprechen den respiratorischen Schwankungen des Abdominaldrucks (Schatz u. A.); letztere bestehen in langsamen Kontraktionen durch reflektorische, psychische (Schreck) und selbst willkürliche Einflüsse. An Tieren zeigt die Blase im warmen Kochsalzbade rythmische undulatorische Bewegungen (Meisels). Der Tonus der Blase wechselt also sehr; im Schlafe ist er herabgesetzt, Kälte steigert ihn; im allgemeinen geht er dem Gefäßtonus parallel, steigt z. B. durch Erstickung, ebenso auch durch bloße lokale Dyspnoe (Aortenkompression).

Die Blasenentleerung wird willkürlich zugelassen, ist aber ein reflektorischer Akt, bestehend in Nachlaß (oder nur Ueberwindung, Mosso & Pellacani) des Sphinktertonus und Kontraktion der glattmuskeligen Blasenwand (Detrusor urinae). Die Bauchpresse kann beschleunigend mitwirken, ist aber für gewöhnlich untätig; Tiere können bei weit geöffnetem Abdomen die Blase entleeren (Mosso & Pellacani). Die longitudinalen Detrusorfasern scheinen außerdem am Sphinkter radial zu ziehen und so die Blase zu öffnen (Kohlrausch). Am Schlusse wird die Harnröhre selbst durch einige Kontraktionen des Bulbocavernosus entleert.

Das reflektorische Zentralorgan für den Blasenschluß und die Blasenentleerung liegt im Lendenmark. Ist dasselbe durch Durchschneidung des Dorsalmarks sich selbst überlassen, so entleert sich die Blase bei einem gewissen Füllungsgrade von selbst, außerdem auf gewisse Hautreize (Goltz); der Wille kann aber den Reflex selbst bei starker Füllung hindern, und andrerseits auch bei wenig gefüllter Blase den Entleerungsapparat spielen lassen. Nach Zerstörung des Lendenmarks träufelt durch Lähmung des Sphinkters beständig Harn ab, und doch entleert sich die Blase nie vollkommen.

Die Blase erhält ihre Nerven aus einem gemeinsamen Geflecht mit den übrigen Beckenorganen, welches hauptsächlich von zwei Nerven-

bahnen seine Stämme erhält: 1) von den Lendennerven durch Vermittlung des Sympathikus, und zwar durch das Ganglion mesentericum inf. und einen geflechtartigen Nerven, den Nervus oder Plexus hypogastricus; 2) von den Sakralnerven, hauptsächlich durch den sog. Nervus erigens (s. Kap. XIV). Von beiden Bahnen sind durch Durchschneidungs- und Reizversuche physiologische Beziehungen zur Blase nachgewiesen, welche aber in den Einzelheiten streitig sind. Da Reflexe auf die Blase noch nach Abtrennung aller Verbindungen zum Rückenmark beobachtet sind, wird das Gangl. mesentericum inf. als ein Reflexzentrum angesehen (Sokownin, H. Nussbaum, Nawrocki).

Fast alle Beobachter stimmen darin überein, daß der Erigens der hauptsächlichste harnaustreibende Nerv ist. Besonders streitig ist die Angabe (v. Zeissl u. A.) daß der Hypogastrikus sein Antagonist sei, und wesentlich den Sphinkter, außerdem aber überhaupt die Ringmuskulatur versorge, der Erigens die Längsmuskulatur, dergestalt daß beim Austreiben, durch antagonistische Innervation (vgl. S. 182), der Tonus des Hypogastrikus nachlasse, der des Erigens sich verstärke, und beim Zurückhalten das Gegenteil stattfinde. Nach den meisten Autoren (Langley & Anderson, Courtade & Guyon, Griffiths, E. C. Stewart) versorgen beide Nerven die ganze Muskulatur, höchstens der Hypogastrikus mehr die Sphinktergegend (Rehfisch). Die Unabhängigkeit der Sphinkter- und der Detrusortätigkeit ist indes sicher festgestellt (v. Zeissl, Hanč), so daß also beide Nerven antagonistische Fasern führen müssen. Die quergestreiften Harnröhrenmuskeln werden vom N. pudendus innerviert.

Während des Aufenthalts in der Blase soll der Urin durch Resorption wasserärmer werden (Kaupp). Andere bestreiten dies, da die Blase von Leichen Salz- und Harnstofflösungen nicht von innen nach außen durchtreten lasse, so lange ihr Epithel unversehrt ist (Küss u. A.). Jedoch ist das Resorptionsvermögen der Blase durch Versuche an Menschen und Tieren vielfach erwiesen (Maas & Pinner, Cazeneuve & Lépine); Strychnin wird freilich aus der Blase nicht resorbiert (Lewin & Goldschmidt, O. Cohnheim), nach Hamburger auch kein Harnstoff, nach Seelig überhaupt nur flüchtige Stoffe. Nach Schädigung des Epithels findet allgemeinere Resorption statt (Cohnheim). Fraglich kann vor allem erscheinen, ob, da auch feste Bestandteile resorbiert werden, der Harn konzentrierter wird. In der Blase sind die spätesten Harnportionen wegen der Lage der Uretermündungen die untersten: die Schichtung kann sich lange erhalten (Edlefsen). Ueber Beimischung von Blasenschleim zum Harn s. S. 577.

4. Die Bedeutung der Harnsekretion.

Die Bedeutung der Harnsekretion liegt in der Ausscheidung des überschüssigen Wassers, gewisser Salze und der stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukte aus dem Körper, und in der durch die Wasser- und Salzausscheidung bedingten Regelung des osmotischen Druckes im Blute und in den Organen. Nebenbei schafft der Harn zahlreichen zufällig eingeführten Substanzen einen Ausweg und ermöglicht dadurch z. B. Genesung nach vielen Vergiftungen; ja, die Ausscheidung

kann, besonders bei langsamer Aufsaugung (z. B. Kurare vom Magen aus), so schnell geschehen, daß das Blut gar nicht zu einem wirksamen Giftgehalt gelangt (Bernard, Hermann).

C. Die Hautabsonderungen und die Milch.

Ueber Hautatmung und Hautausdünstung s. S. 535, über die glatten Muskeln der Haut Kap. XIII, über Haut- und Sekretionsströme S. 560 f.

1. Der Schweiß.

Der Schweiß ist ein nur temporär auftretendes Hautsekret, farblos, klar oder durch beigemischte Epidermisschuppen getrübt, von zweifelhafter Reaktion (s. unten) und charakteristischem Geruch: spez. Gew. 1,005—1,006. Seine Zusammensetzung ist wenig bekannt. Gefunden sind außer Wasser und Salzen (besonders Chlornatrium) hauptsächlich Harnstoff, flüchtige Fettsäuren (bis zur Propionsäure und höher), Fette, Cholesterin, Rodankalium.

Größere Mengen Schweiß, jedoch stets durch Hauttalg und Epidermis verunreinigt, erhält man durch Lagerung des Körpers auf eine geneigte Metallrinne im Dampfbade, oder durch Bekleiden einzelner Körperteile mit einem luftdicht schließenden Ueberzuge (Guttapercha), der mit einem Auffangegefäß verbunden ist. Die Reaktion wurde früher für den Menschen als sauer, und nur durch Zersetzung alkalisch, bezeichnet. Indes ist der Schweiß der Säugetiere, wenigstens der Pflanzenfresser, durchweg alkalisch, und ebenso wird der menschliche Schweiß an talgdrüsenfreien Stellen (Vola manus) nach sorgfältiger Reinigung gefunden (Trümpy & Luchsinger); die saure Reaktion rührt also vermutlich nur von Beimengungen oder Zersetzung her.

Neben Harnstoff kommen auch andere Harnbestandteile im Schweiße vor, so namentlich Hippursäure, gepaarte Schwefelsäuren (die Indoxylschwefelsäure kann zu Blaufärbung Anlaß geben); viele genossene Substanzen gehen, wie in den Harn, auch in den Schweiß über.

Die quantitative Zusammensetzung ist aus folgenden Beispielen (auf 1000) ersichtlich:

	nach Favre:	nach Harnack:
Wasser	995,6	990,9—991,6
Anorganische Stoffe	2,5	6,7— 6,5
Harnstoff	0,04	1,2
Fette	0,01	1,2— 0,75
Andere organische Stoffe	1,88	—

Absonderung des Schweißes.

Der Schweiß wird von den langen, am Grunde knäuelförmig aufgewundenen Schlauchdrüsen der Kutis, den Schweißdrüsen, abgesondert, welche namentlich an Stirn, Achselhöhlen, Fußsohlen, Handtellern reichlich und groß sind.

Schweißsekretion wird durch folgende Umstände hervorgerufen: 1. Hitze, d. h. allgemein oder lokal erhöhte Körpertemperatur; Näheres s. Kap. XIII; 2. Muskelanstrengung, der Schweiß tritt bei Anstrengung eines Gliedes zuerst an diesem auf (S. 147); 3. reichliches Getränk, besonders warmes; 4. Gemütsbewegungen (Angstschweiß); 5. dyspnoische Zustände (bei Erstickung und in der Agonie); 6. gewisse Substanzen (Pilokarpin, Ammoniaksalze etc.).

Einzelne dieser Einwirkungen beweisen schon ohne weiteres einen Einfluß des Nervensystems. Für einen solchen spricht auch der Mangel an Schweißsekretion in gelähmten Teilen und nach Nervendurchschneidung. Die erste experimentelle Beobachtung (Dupuy 1816) schien aber in entgegengesetztem Sinne zu sprechen, indem beim Pferde nach einseitiger Durchschneidung des Halssympathikus gleichseitiges Schwitzen des Kopfes (neben der Hyperämie) auftrat. Man war deshalb geneigt, die Schweißsekretion als Filtration infolge von Gefäßerweiterung zu betrachten. Jedoch ergab sich (Goltz, Luchsinger), daß Reizung des Nervenstammes einer Extremität Schweißabsonderung auf ihrer Haut bewirkt; dieselbe tritt auch an abgeschnittenen Gliedmaßen ein, ist also von vasomotorischen Einflüssen unabhängig; indes ist sie wahrscheinlich gewöhnlich mit Gefäßerweiterung verbunden. Die Schweißsekretion ist also analog der Speichelsekretion, und ohne Zweifel wie diese im wesentlichen ein Zellprozeß. Auch ist die Sekretion von Druckverhältnissen völlig unabhängig (Levy-Dorn). Die Ausstoßung des Schweißes wird wahrscheinlich durch die an den Drüsen vorkommenden glatten Muskelfasern (Kölliker) befördert. Das oben erwähnte Dupuy'sche Resultat soll von der Durchschneidung sekretionshemmender Fasern, welche im Sympathikus verlaufen, herrühren (Arloing).

Die Schweißnerven können sowohl durch Reizung, wie auch durch Durchschneidung festgestellt werden; letztere verhindert im Bezirke des Nerven das Schwitzen auf zentrale Reize. Die Schweißnerven entspringen in der Regel nicht mit den zerebrospinalen Nerven des betreffenden Bezirks aus Hirn und Rückenmark, sondern mischen sich diesen größtenteils erst aus dem sympathischen Grenzstrang bei, in welchen sie aus anderen zerebrospinalen Wurzeln gelangen; ihr Verlauf ist also dem der Gefäßnerven ähnlich (Luchsinger, Nawrocki).

Die Schweißnerven für das Vorderbein entspringen aus dem 4. bis 9. Brustnerven und passieren das Gangl. stellatum, diejenigen für das Hinterbein stammen aus dem 12. Brust- bis 3. Lendennerven, und durchsetzen die untersten Lumbar- und die Sakralganglien (Luchsinger, Langley).

Die Schweißnerven haben einen zentralen Angriffspunkt im Rückenmark, welches unter der Einwirkung von Hitze, Dyspnoe und Giften (besonders Pilokarpin) Sekretion einleitet, auch wenn das Gehirn abgetrennt ist (Luchsinger). Höhere Zentra befinden sich im Kopfmark und im Großhirn (letzteres durch die psychischen Schweiße erwiesen). Da Pilokarpin und andere Gifte auch an Gliedern, deren Nerven durchschnitten sind, Schweiß hervorbringen (wenn auch später als an den anderen), und ferner bei subkutaner Injektion zuerst an der Applikationsstelle Schweiß machen, so muß man außer der indirekten auch eine direkte Erregbarkeit der Schweißdrüsen oder ihrer nervösen Endapparate annehmen. Atropin lähmt sowohl die direkte wie die indirekte Erregbarkeit. Ob das gewöhnliche Schwitzen durch Hitze auf reflektorischer Reizung oder direkter Erwärmung der Schweißzentra (s. oben) beruht, ist noch unentschieden. Bei vielen Menschen schwitzt bei Muskelanstrengungen die über den tätigen Muskeln liegende Haut, jedenfalls durch assoziierte Erregung der Schweißnerven.

Bei vielen Tieren tritt Schweiß nur an beschränkten, meist an unbehaarten Hautstellen auf (bei der Katze an den Zehenballen), obgleich die Knäueldrüsen viel weiter verbreitet sind; vermutlich liefern sie an den schweißlosen Stellen fettige Sekrete, wie die Knäueldrüsen des Gehörgangs (Ohrenschmalzdrüsen). Den Schweißdrüsen analog sind die Drüsen am Flotzmaul des Rindes, der Rüsselscheibe des Schweins u. dergl., sowie deren Innervation. Eine galvanische Erscheinung durch lokale Hauttätigkeit beim Menschen ist S. 561 angeführt.

Die physiologische Bedeutung der Schweißabsonderung wird bei der tierischen Wärme (Kap. XIII) besprochen.

2. Der Hauttalg.

Ein fettiges Sekret, von wenig bekannter Zusammensetzung und Reaktion, wird von den behaarten Hautstellen geliefert, aus kleinen traubigen Drüsen, welche in die Haarbälge münden. Die Bestandteile sind hauptsächlich gewöhnliche Fette und Cholesterinester. Die Zellen der Talgdrüsen sind mit Fetttröpfchen erfüllt, und gehen wahrscheinlich bei der Talgbildung zu Grunde. Ein Nerveneinfluß ist nicht nachzuweisen. Ueber die Muskeln in der Nähe der Talgdrüsen und die sog. Gänsehaut s. Kap. XIII.

Größere und selbständige Talgdrüsen bilden die Meibom'schen Drüsen der Augenlider, die Drüsen des Praeputium penis, die Oeldrüsen der Schwimmvögel etc. — Das Ohrenschmalz wird dagegen zum Teil von Knäueldrüsen wie der Schweiß abgesondert; die Haarbälge des Gehörgangs haben Talgdrüsen. — Beim Neugeborenen ist die Haut mit einer dünnen Talgschicht (Vernix caseosa) überzogen.

Anhang. Hautsekrete der Amphibien. Die nackten Amphibien haben

eine drüsenreiche Haut, welche reichlich absondert. Die Sekrete sind sehr mannigfach in Zusammensetzung, Aussehen und Reaktion, meist schleimig, zuweilen emulsionsartig (Kröte), bei vielen ätzend (Frosch, Kröte) oder giftig (Salamander) infolge besonderer Bestandteile. In der Froschhaut sind die Drüsen dicht gedrängt, einfach kugelig mit sehr kurzem Ausführungsgang; sie haben ein einfaches, meist zylindrisches oder konisches Epithel, und sind von glatten Muskelfasern umgeben; es gibt mindestens zwei durch Größe, Sekret etc. verschiedene Drüsengattungen; das schleimig-körnige Sekret ist anscheinend bei den kleineren Drüsen alkalisch, bei den großen sauer. Die Absonderung wird durch Reizung der Nerven deutlich vermehrt, und das Sekret durch Kontraktion des Muskelmantels ausgestoßen (besonders an Schwimmhaut und Nickhaut mikroskopisch sichtbar). Der Sekretionsmodus besteht darin, daß die dem Lumen zugekehrten Zellkuppen sich zu Sekret metamorphosieren und durch den Muskeldruck abgedrängt werden, während die Zellen von der Matrix her nachwachsen. Ueber die galvanischen Vorgänge s. S. 560 f.

Ueber das Verhalten der Pigmentzellen der Haut bei Amphibien s. S. 115.

3. Die Milch.

Die Milch ist ein ausschließlich von weiblichen Säugetieren und normal nur nach der Geburt der Jungen längere Zeit geliefertes, zur ersten Ernährung der letzteren bestimmtes Sekret. Sie bildet eine nur in dünnen Schichten durchscheinende, gelblich oder bläulich weiße, süßlich schmeckende und schwach riechende Emulsion feiner Fetttröpfchen (Milchkügelchen, Butterkügelchen) in einer klaren Flüssigkeit. Das spez. Gewicht der Frauenmilch ist 1,027—1,032, das der Kuhmilch 1,029—1,033. Die Reaktion ist meist alkalisch, selten schwach sauer, oft amphichromatisch. Die Anwesenheit einer Membran um die Milchkügelchen ist nie mit Sicherheit erwiesen, und wegen der leichten Vereinigung der Kügelchen beim Buttern höchst unwahrscheinlich. Die in den ersten Tagen nach der Geburt abgesonderte Milch nennt man Kolostrum oder Biesmilch; sie zeichnet sich durch größere Konzentration, stärkeren Eiweißgehalt und die Anwesenheit runder, blasser, kontraktiler (Stricker), zum Teil mit Fetttröpfchen erfüllter Zellen (Kolostrumkörper) neben den Milchkügelchen aus.

Auch bei Neugeborenen (beider Geschlechter) existiert vom 1.—8. Tage bis zur 6.—8. Woche eine Milchsekretion, die sog. Hexenmilch; ferner in seltenen Fällen bei Männern. Die Hexenmilch ist ärmer an organischen Bestandteilen als die Muttermilch (Tschassownikow).

Die chemischen Bestandteile der Milch sind:

1. Wasser;

2. Salze, und zwar hauptsächlich Kali-, Kalk-, Phosphorsäure-Verbindungen, auch etwas Eisen und Mangan;

3. Milchzucker;

4. Kasein, ein Paranukleoproteid (S. 109);

5. Albumin (Laktalbumin, S. 106), auch etwas Globulin und Pepton (SCHMIDT-MÜLHEIM);

6. Fette: die Glyzeride der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure, in kleinen Mengen auch der Butter-, Kapron-, Kaprin-, Kapryl- und Myristinsäure (letztere als Butterfette bezeichnet);

7. Cholesterin (SCHMIDT-MÜLHEIM);

8. Lezithin, oder Verbindungen desselben (TOLMATSCHEFF);

9. verschiedene Extraktivstoffe, darunter Kreatin, Harnstoff (LEFORT), Hypoxanthin (SCHMIDT-MÜLHEIM), Zitronensäure (HENKEL);

10. Gase (CO_2, O_2, N_2).

Das Kasein wird aus der Kuhmilch durch Säuren und durch Labferment gefällt, wenn Kalksalze zugegen sind; dagegen nicht vollständig aus der Frauen- und Stutenmilch, welche nach Einigen andere Kaseine enthalten; der menschliche Magensaft koaguliert übrigens die Frauenmilch. Der Kaseinniederschlag schließt die Milchkügelchen fast vollständig ein. Das Albumin gewinnt man, nach Ausfällung des Kaseins, durch Neutralisation und Erhitzen. Beim Erhitzen der frischen Milch bildet sich auf derselben ein Häutchen, welches aus Albumin besteht. Dasselbe bildet sich jedoch nach dem Abheben durch neues Erhitzen wieder, was beliebig oft wiederholt werden kann, und zwar ist dazu Berührung mit Luft nötig; die so abgeschiedenen Eiweißmengen sind größer als der sog. Albumingehalt der Milch; das Kasein ist also dabei beteiligt (HERMANN & SEMBRITZKI). — Beim Filtrieren von Milch durch Tonfilter mit Hilfe von Luftdruck bleiben nicht bloß die Fette, sondern auch das Kasein im Filter zurück (ZAHN, KEHRER). Da dasselbe auch geschieht, wenn die Milch mit gepulvertem Ton oder Tierkohle gemischt und dann durch Papier filtriert wird, so muß man annehmen, daß das Kasein durch eine Oberflächenwirkung festgehalten wird (HERMANN & DUPRÉ).

Beim Stehen der Milch, weit schneller beim Zentrifugieren, steigen die Milchkügelchen auf und bilden oben eine fettreichere Milchschicht, den Rahm; durch Schlagen desselben vereinigen sich die Kügelchen zur Butter. Bei längerem Stehen, besonders in der Wärme, findet Umwandlung des Milchzuckers in Milchsäure durch von außen zutretende Bakterien statt, die Milch wird sauer, wodurch Koagulation des Kaseins eintritt; Aufkochen schützt daher die Milch vor baldiger Säurung.

Das aus Kasein mit den eingeschlossenen Milchkügelchen (s. oben) bestehende Koagulum heißt Käse, das albumin-, zucker- und salzhaltige Filtrat Molken (Serum

lactis). Im abgepreßten und sich selbst überlassenen Käse findet ein noch nicht völlig übersehbarer Prozeß (Reifen des Käses) statt, in welchem sowohl das Kasein wie die Fette Zersetzungen erleiden; ersteres geht dabei in peptonartige Körper, weiter zum Teil in Leuzin, Tyrosin und fäkal riechende Stoffe über.

Die zahllosen Angaben über die quantitative Zusammensetzung der Milch weichen sehr stark von einander ab, teils wegen der großen Variationen nach Zustand und Ernährung, teils auch wegen Unsicherheit der Bestimmungsmethoden. Die folgende Tabelle gibt einige Mittelzahlen: die mit [1] bezeichneten Kolumnen nach älteren Angaben von Moleschott, die mit [2] bezeichneten nach Thierfelder, die mit [3] bezeichneten nach Ellenberger:

In 1000 Teilen	Frau			Kuh			Ziege	Stute	Eselin
	Milch[2]	Milch[1]	Kolostr.[1]	Milch[2]	Milch[1]	Kolostr.[1]	Milch[1]	Milch[1]	Milch[3]
Wasser	864	885,7	864,6	880	857,1	787,6	863,6	828,4	912,3
Salze	2,5	2,4	4,7	7,5	5,5	7,8	6,2	} 86,5	4
Milchzucker	66	48,2	44,7	45	40,4	42,6	40,0		60
Butter	48	35,6	33,5	35	43,1	35,0	43,6	68,7	11,5
Kasein	10	28,1	} 52,7	30	48,3	} 127,0	33,6	16,4	9,4
Albumin	5	—		3	5,8		13,0	—	5,3

Die Asche der Milch hat auffallend genau die quantitative Zusammensetzung der Gesamtasche des Säuglings, worin eine hohe Sparsamkeit liegt, indem alles gleichmäßig verwertet wird; nur der Eisengehalt ist scheinbar viel zu klein, was aber darin seine Erklärung findet, daß der Embryo einen großen Eisenvorrat mitbringt (Bunge, Abderhalden u. A.).

Ein Blick auf die Tabelle lehrt, daß für den menschlichen Säugling Kuhmilch die Muttermilch nicht ohne weiteres ersetzen kann, sondern verdünnt, und mit Milchzucker oder einem Ersatz für denselben versetzt werden muß.

Absonderung der Milch.

Die Milchdrüsen lassen sich als sehr vergrößerte, agglomerierte Talgdrüsen betrachten, und sind daher an den verschiedensten Hautstellen und in sehr verschiedener Zahl entwickelt: beim Menschen 2 an der Brust; bei der Stute und Ziege 2, bei der Kuh 4, in der Schamgegend; bei multiparen Tieren 10—12 und mehr längs des Bauches. Sie entwickeln sich erst bei der Pubertät, und sezernieren nur nach Geburten, dann aber für längere Zeit beständig. Das Sekret sammelt sich in flaschenförmigen Reservoirs (Milchzysternen, beim Menschen nur schmale Erweiterungen der Drüsengänge, deren jede Mamma 15—24 besitzt, bei der Kuh für jede Drüse eine große, fast ganz in der Zitze gelegene Höhle), welche mit je einem feinen Kanale auf der Spitze der Warze, resp. Zitze münden und durch Luftdruck (Saugen) oder Melken entleert werden. Bei der säugenden Frau ist ein Saugdruck von etwa 47 mm Hg erforderlich (Litinskj).

Die spezifischen Bestandteile der Milch, Kasein, Milchzucker und Butterfette, sind im Blute nicht oder nur in verschwindender Menge enthalten, entstehen also erst in den Zellen der Milchdrüsenalveolen. Diese Zellen bilden eine einfache Wandschicht, schwellen bei der Sekretion an, und bilden in ihrem distalen Teile Fetttropfen; dieser Teil scheint sich aufzulösen und durch den nachwachsenden basalen Teil der Zelle ersetzt zu werden; ein Nachwuchs neuer Zellen an Stelle der verfettenden, wie bei der Talgbildung, findet also nicht statt (Heidenhain). Die Kolostrumkörper sind sich ablösende Epithelien, welche anscheinend erst nach der Ablösung sich durch amöboide Bewegungen mit Fetttropfen füllen (Heidenhain & Partsch). Ueber die speziellen chemischen Quellen der einzelnen Milchbestandteile ist durchaus nichts Sicheres bekannt.

In der Wärme digerierter Brei von Milchdrüsen zeigt eine Zunahme der reduzierenden Substanz, wahrscheinlich des Milchzuckers; letzterer könnte also durch ein Ferment aus einem vorrätigen Saccharogen entstehen. Dies letztere geht in Dekokte über, welche mit frischer Drüsensubstanz digeriert ebenfalls jene Zunahme des Reduktionsvermögens zeigen (H. Thierfelder). Auch ein Ferment, welches Serumalbumin in Kasein verwandelt, soll in der Drüse auf ähnlichem Wege nachweisbar sein. Ziegen, denen die Milchdrüsen exstirpiert sind, scheiden nach dem Werfen Zucker mit dem Harne aus (Bert); hiernach würde die Vorstufe des Milchzuckers nicht in der Drüse selbst gebildet. Jedoch wird von anderer Seite (Moore & Parker) bestritten, daß nach der Operation eine Zuckerart im Harn erscheint. — Nahrungsfett (Leinöl) geht bei Kühen nicht direkt in die Milch über. Betreffs der Fettbildung vgl. auch Kap. XII.

Die Nahrung hat großen Einfluß auf Menge und Zusammensetzung der Milch. Reichliche Kost, namentlich eiweißreiche, vermehrt unter Zunahme des Drüsenvolums (durch Vermehrung der Zellen, Heidenhain) die Menge, den Kasein- und Fettgehalt, während der Zuckergehalt besonders durch Kohlehydrate gesteigert wird; Fettnahrung vermehrt den Fettgehalt nicht.

Ein Nerveneinfluß ist beim Menschen anzunehmen, da Gemütsbewegungen Menge und Qualität der Milch verändern können. Die spärlichen experimentellen Ergebnisse an Tieren (Eckhard, Röhrig) stehen vor der Hand unter einander in Widerspruch. Häufige Entleerung vermehrt die Milchbildung, möglicherweise durch einen Einfluß des Sekretdrucks auf die Zellen. Das Sekret wird wahrscheinlich durch die glatten Muskelfasern der Drüse den Behältern zugetrieben; auch eine Art von Erektion der Warze beim Saugen scheint durch glatte Muskeln bewirkt zu werden.

Die 24stündige Milchmenge beider Brüste wird auf etwa 1350 g geschätzt. Kühe können bis über 25 Liter liefern.

D. Andere Drüsensekrete.

Die Schleimhäute der Atmungs-, Harn-, Geschlechts- und Sinnesorgane sind mit Schleimdrüsen ausgestattet, deren Sekrete kaum untersucht sind. Sie reagieren meist alkalisch, der Scheidenschleim sauer. Die fettigen Sekrete des Gehörgangs und der Augenlider sind schon S. 593 erwähnt. Der Samen, in welchem morphologische Bestandteile die Hauptsache sind, wird bei der Zeugung besprochen.

Tränen.

Sie bilden eine klare farblose, alkalische, salzig schmeckende Flüssigkeit, welche aus Wasser, Salzen (besonders Chlornatrium), etwas Muzin und Eiweiß besteht. Ueber ihre Bedeutung, Ergießung und Schicksal s. S. 458.

Die Tränen enthalten 99 pCt. Wasser, 0,1 Albumin, 0,8 Salze, 0,1 Epithelien (Frerichs).

Die Tränendrüse schließt sich in Bau und Absonderung vollkommen den Eiweißdrüßen an (Heidenhain, vgl. S. 564). Sie sezerniert beständig; ihre Sekretion wird aber bei psychischen Erregungen gewisser Art, und ferner reflektorisch bei Reizung der Nasenschleimhaut, der Konjunktiva und der Retina bedeutend gesteigert. Der Reflex von der Nasenschleimhaut erstreckt sich nur auf die gereizte Seite.

Die sekretorischen Nerven sind (Herzenstein): R. lacrymalis trigemini, R. subcutaneus malae trig., und der Halssympathikus (welcher letztere die beständige Absonderung bewirken soll). Indes findet man nach Durchschneidung des Subcutaneus malae keine degenerierten Fasern in der Drüse (Köster). Auch dem Facialis wird Einfluß zugeschrieben (Köster, Parsons). Der Nasenreflex bleibt nach Durchschneidung des Lakrymalis aus (Herzenstein).

Prostatasekret.

Die nur beim männlichen Geschlecht vorhandene Prostata, eine azinöse Drüse mit zahlreichen Ausführungsgängen (beim Menschen 30—40), liefert ein (bei Hunden) klares alkalisches eiweißhaltiges Sekret, das sich dem Samen beimischt. Spez. Gew. 1,008, fester Rückstand 0,5—1,7 pCt., Eiweiß 0,4—0,7, Asche 0,98 pCt. Der sekretorische Nerv ist der Hypogastrikus, der Erigens preßt nur Sekret aus. Pilokarpin ruft Sekretion hervor. Atropin hebt sie auf. (Mislawsky & Bormann.)

E. Rückblick auf die Sekretionsvorgänge.

Soweit man aus den bestbekannten Absonderungsvorgängen schließen kann, ist die eigentliche Absonderung ein morphologischer, epithelialer Vorgang, im wesentlichen bestehend in einer Metamorphose und Abstoßung des distalen (in Folge der Einstülpung dem Drüsenlumen zuge-

wandten), und Nachwachsen des mit der Matrix in Verbindung stehenden proximalen Zellanteils; bei mehrschichtigen Epithelien, z. B. in den Speicheldrüsen, verteilt sich dieser Erneuerungsvorgang, die Richtigkeit der HEIDENHAIN'schen Ansicht vorausgesetzt (vgl. S. 564), auf die verschiedenen Zellschichten, indem die distale, dem Lumen zugewandte metamorphosiert und verbraucht wird, die proximale durch Teilung für Ersatz sorgt, also entsprechend den Vorgängen im mehrschichtigen Hautepithel. Die Metamorphose ist stets mit Verlust der protoplasmatischen Natur, und daher, nach einem allgemeineren Gesetze (S. 167), mit Negativität gegen den protoplasmatischen Rest verbunden.

III. Drüsen ohne Ausführungsgang.

Eine Anzahl drüsiger Gebilde besitzt keinen Ausführungsgang und liefert kein Sekret. Von ihrer Funktion ist nur sehr wenig bekannt. Ein Teil dieser Organe, Milz und Thymusdrüse, kommt im folgenden Kapitel bei der Blutbildung zur Sprache. Ueber die Zirbeldrüse s. S. 295.

1. Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse ist ein sehr gefäßreiches Organ (vgl. S. 319), welches dichtgedrängte geschlossene, von einschichtigem Epithel ausgekleidete und mit einer kolloiden Masse erfüllte Hohlräume (Alveolen) enthält. Physiologische Kenntnisse über dies Organ gewann man im Anschluß an Erfahrungen der Chirurgie nach Exstirpationen kropfig entarteter Schilddrüsen beim Menschen: hier zeigten sich eigentümliche Allgemeinerkrankungen (Kachexia strumipriva, REVERDIN, KOCHER). Weiter ergab sich, daß namentlich Hunde und andere Fleischfresser nach vollständiger Exstirpation der Schilddrüsen (es fehlt hier meist die mediane Brücke) unter nervösen Erscheinungen (Schwäche, Zittern, Schlafsucht, Krämpfe, sog. Tetanie) zugrunde gehen (SCHIFF u. A.). Nur einseitige Exstirpation hat beim Hunde keine Folgen, beidseitige tötet auch dann, wenn zwischen beiden Akten längere Zeit liegt. Einzelne Hunde bleiben am Leben, anscheinend sind dann Nebenschilddrüsen (z. B. im Thorax) vorhanden.

Mehr chronische Veränderungen durch Exstirpation, Entartung u. dgl. der Schilddrüse sind: eine sulzige Veränderung des subkutanen Bindegewebes (Myxödem), Wachstumsstörungen (nach Exstirpation bei jungen Pflanzenfressern, HOFMEISTER, v. EISELSBERG), Haut- und Haarveränderungen, geistige Schwäche. Alle diese Zustände kommen auch bei Kropfkranken, besonders Kretins, vor, trotz der Vergrößerung der Schilddrüse, da dieselbe degeneriert ist; bei manchen Kretins fehlt die Schilddrüse ganz.

Die angeführten akuten Erscheinungen sind bei Pflanzenfressern weniger regelmäßig und heftig, vielleicht nur deshalb, weil hier Nebenschilddrüsen häufiger sind und leichter stehen bleiben (Gley, Hofmeister, bestritten von Blumreich & Jacoby). Selbst kleine Reste der Schilddrüsensubstanz ($^1/_5$, ja bei allmählicher Wegnahme $^1/_{18}$) genügen zur Verhinderung der Tetanie. Wie kleine zurückbleibende Reste, so können auch transplantierte Schilddrüsen die Folgen der Exstirpation verhindern (Schiff), welche dann nach Wegnahme der transplantierten Drüsen auftreten (v. Eiselsberg). Dies führte zu der Erkenntnis, daß auch Injektion von Schilddrüsenextrakten (Vassale), ja sogar Genuß von Schilddrüsensubstanz, die Folgen der Exstirpation verhindern kann, also gewisse, von der Drüse produzierte und in ihr vorrätige Substanzen das Wirksame sind. Da diese Substanzen nicht durch einen Ausführungsgang entleert, sondern durch Lymph- und Blutgefäße im Körper verbreitet werden, so hat man den Vorgang als innere Sekretion bezeichnet.

Die anscheinend wesentlichste dieser Substanzen ist einigermaßen isoliert worden. Nachdem eine wirksame sehr jodreiche Substanz, das Thyreojodin oder Jodothyrin, aus der Schilddrüse gewonnen war (Baumann & Roos), zeigte sich, daß dieselbe nur ein Spaltungsprodukt einer weniger jodreichen Globulinart, des Thyreoglobulins (Oswald) ist.

Das Thyreoglobulin verschiedener Tiere hat sehr verschiedenen Jodgehalt (0,46 bis 1,6 pCt. und mehr), das daraus abgespaltene Thyreojodin bis über 14 pCt. Daneben findet sich ein jodfreies Nukleoproteid. Bei Neugeborenen enthält die Schilddrüse keine Jodverbindung (Mendel). Die Quelle des Jods muß in der Nahrung liegen; bei Pflanzenfressern ist daher der Jodgehalt besonders groß (Roos).

Das Wesen der Schilddrüsenwirkung ist noch nicht aufgeklärt: namentlich ob die jodhaltige Substanz für die Funktionen des Organismus direkt nötig ist, oder ob sie irgendwelche giftige Stoffwechselprodukte zerstört oder unwirksam macht. Ebenso sind die behaupteten Beziehungen zu anderen Organen (Hypophysis, Milz) noch ganz streitig.

Erwähnt sei, daß das Serum von Tieren, welche durch Schilddrüsenexstirpation erkrankt sind, für andere nicht giftig ist (Baldi). Bei trächtigen Tieren nimmt die Schilddrüse an Masse zu, und die Wegnahme bestimmter Bruchteile wird schlechter als sonst vertragen (M. Lange). Bei Katzen sollen die Nebenschilddrüsen eine besondere Bedeutung haben, indem ihre Wegnahme auch bei erhaltener Schilddrüse tödlich wirkt (Welsh).

2. Die Nebennieren.

Die Nebennieren besitzen in ihrer Rindensubstanz eingelagerte kompakte Massen epithelartiger Zellen, in der Marksubstanz ähnliche Zellen in kleineren Gruppen

angeordnet, und im Gerüste zahlreiche Ganglienzellen und Nervenfasern. Wegen dieses Umstandes hielten sie Einige (neuerdings z. B. Jacobj) für eine Art von sympathischem Ganglion. Andere brachten sie mit der Erzeugung von Farbstoffen in Verbindung; bei einer gewissen Pigmentanomalie der Haut („Bronzed skin") finden sich nämlich die Nebennieren erkrankt (Morbus Addisonii); aus ihrer Substanz läßt sich ferner ein violetter Farbstoff darstellen (Holm). Auch hier wurden bestimmtere physiologische Kenntnisse erst durch Exstirpationsversuche erworben.

Nach Wegnahme beider Nebennieren gehen sowohl Säugetiere als Frösche unter den Erscheinungen grosser Muskelschwäche zugrunde (Brown-Séquard; Abelous & Langlois u. A.). Auch hier kann, wie bei der Schilddrüse, das Leben erhalten bleiben, solange Reste der Nebennieren oder akzessorische Nebennieren im Körper bleiben, oder Extrakte derselben regelmäßig zugeführt werden. Es scheint sich also ebenfalls um die innere Sekretion einer oder mehrerer für das Leben unentbehrlicher Substanzen zu handeln; jedoch reicht diese Deutung anscheinend nicht aus, da das Blut nebennierenloser Tiere für andere giftig sein soll. Unter den Erscheinungen nach der Exstirpation ist eine starke Herabsetzung des Blutdruckes die hervorragendste, und andrerseits hat das Extrakt von Nebennieren, wie bereits erwähnt (S. 522), schon in sehr kleinen Mengen eine stark drucksteigernde Wirkung. Die eigentliche Todesursache ist jedoch noch nicht aufgeklärt.

Die Nebennierenextrakte enthalten eine Substanz, welche ähnlich wie Brenzkatechin mit Eisenchlorid eine grüne Färbung gibt, und die drucksteigernde Wirkung scheint zu dieser Substanz in Beziehung zu stehen. Unter den aus den Nebennieren gewonnenen drucksteigernden Produkten (Epinephrin Abel, Suprarenin [ein Pyridinderivat] v. Fürth, Adrenalin Takamine) scheint das Adrenalin $C_{10}H_{15}NO_3$ die konzentrierteste Wirkung zu haben (anscheinend aber geringer als die S. 523 erwähnten Extraktwirkungen). Ueber den Modus der Gefäßwirkung s. S. 523. Auch auf andere glatte Muskeln wirkt das Extrakt reizend (S. 175). Die Gefäßwirkung hält nur etwa 3 min an, angeblich weil die Substanz durch die Leber zerstört wird (Langlois). Außer durch Exstirpation der Drüsen sinkt der Blutdruck auch temporär, wenn durch vorübergehende Zuklemmung ihrer Venen verhindert wird, daß die Drüsenprodukte in den Kreislauf gelangen (Strehl & Weiss).

3. Andere Organe.

Innere Sekretion von Substanzen, welche auf den Kreislauf oder andere Funktionen einwirken, wird auch anderen drüsigen Organen von sonst unbekannter Funktion zugeschrieben, so der Hypophysis cerebri (über die ihr vielleicht analoge Steißdrüse fehlt jede Angabe), den sog. Nebenorganen des Sympathikus; die letzteren sind lymphdrüsenähnliche Bildungen am Bauchsympathikus des Embryos und des Neugeborenen (Zuckerkandl). Die wenigen Angaben in dieser Richtung, sowie diejenigen über Produkte der Nieren, der sympathischen Ganglien, sind S. 523 kurz zusammengestellt. Die Hypophysis ist Exstirpations- und Reizversuchen so schwer zugänglich,

daß die auf solche Versuche gegründeten Angaben äußerst streitig sind und hier übergangen werden müssen.

IV. Die Höhlenflüssigkeiten, Parenchymsäfte und Parenchyme.

In vielen Körperhöhlen, besonders in den sogenannten serösen Säcken, finden sich alkalische Flüssigkeiten, welche früher als Sekrete der Höhlenwände, z. B. der mit einer einfachen Endothelschicht bekleideten serösen Häute, betrachtet wurden, und zwar galten sie, da sie im wesentlichen nur Bestandteile des Blutplasmas enthalten, als einfache Filtrate oder sog. Transsudate des Blutes. Sehr ähnlich verhält sich der Inhalt der Spalträume sämtlicher Gewebe des Körpers, die sog. Parenchymsäfte. Alle diese Flüssigkeiten werden neuerdings, da sie mit Lymphgefäßen kommunizieren und Lymphzellen enthalten, als Lymphe betrachtet. Sie unterscheiden sich untereinander nur durch die Mengenverhältnisse ihrer Bestandteile, über welche folgende Tabelle eine Uebersicht gibt.

In 1000 Teilen	Wasser	Feste Bestandteile	Albumin	Fibringeneratoren, resp. Fibrin	Extraktivstoffe	Salze
(Blutplasma)	908,4	91,6	71,1	9,2	4,8	7,4
(Blutserum)	913,2	86,7	72,5	—	6,4	7,8
Liquor pericardii . .	948,1	51,9	38,8	0.7	4,7	7,5
Humor aqueus . . .	986,0	13,1	1,2	—	4,2	7,5
Liquor cerebrospinalis .	988,2	11,8	?	—	?	9,5

Es gehören noch hierher Liquor pleurae, peritonei, amnii, allantoidis, Endo- und Perilymphe des Ohres, Glaskörper u. s. w. — Die Gelenkschmiere oder Synovia, welche in den Zotten der Synovialhaut eine Art Absonderungsorgan hat, enthält auch Muzin (2—6 p. mille), Fett (0,6—0,8 p. mille) und Epithelien. Die Schleimbeutel- und Sehnenscheidenflüssigkeiten enthalten einen noch nicht erforschten gallertartigen Stoff. Ueber Bildung des Humor aqueus s. S. 454 f.

Hier mögen auch noch einige Bemerkungen über die Chemie einiger sog. Stütz- oder Bindesubstanzen folgen.

Knochengewebe. Das reine Knochengewebe (nach Entfernung von Periost, Marksubstanz etc.) besteht höchst überwiegend aus anorganischen Salzen; in dem vollkommen getrockneten Knochen findet sich eine für jede Tierart sehr konstante Zusammensetzung; beim Menschen 68 pCt. Salze, 32 pCt. organische Substanz (Zalesky). Erstere enthalten auf 100 Teile 84 phosphorsauren Kalk ($P_2O_8Ca_3$), 1 phosphorsaure

Magnesia ($P_2O_8Mg_3$), 7,6 andere Kalksalze (CO_3Ca, $CaCl_2$, $CaFl_2$) und 7,4 Alkalisalze (NaCl etc.). Der organische Anteil besteht fast ganz aus Kollagen und wandelt sich durch Kochen, namentlich nach Behandlung mit Säuren, in Leim um.

Die eigentliche Knochensubstanz hat in spongiösen und kompakten Knochen genau dieselbe Zusammensetzung. Die Konstanz der Zusammensetzung der Knochensubstanz (Milne Edwards jun., Zalesky) berechtigt zu der Annahme, daß die Salze nicht mechanisch in die organische Substanz eingelagert, sondern chemisch mit dieser verbunden sind.

Verdünnte Säuren entziehen dem Knochen die Salze und lassen die weiche knorpelartige organische Substanz zurück. Glühen zerstört umgekehrt die letztere und hinterläßt eine weiße poröse unorganische Masse (gebrannter Knochen). Im ersten Falle bleibt die Gestalt des Knochens erhalten, im zweiten wenigstens ungefähr.

Dem Knochen schließen sich die mit Kalksalzen imprägnierten epithelialen Gebilde an, z. B. die Zähne. Der Zahnschmelz, fast wasserfrei, enthält nur 4 pCt. organischer Substanz, und im übrigen die Bestandteile des Knochens in analogen Verhältnissen.

Knorpelgewebe. Abgesehen von Wasser und den Bestandteilen der Zellkörper enthält der Knorpel hauptsächlich Kollagen, Einlagerungen von Elastin und wenig anorganische Salze. Die hyalinen Knorpel und die ihnen chemisch nahestehende Hornhaut geben beim Kochen statt Leim ein Chondroproteid (S. 109).

Bindegewebe. Im Bindegewebe kann man unterscheiden (Kühne): 1) die Substanz der Fibrillen, wohl hauptsächlich Kollagen, 2) die Kittsubstanz zwischen den Fibrillen, durch Kalk- und Barytwasser extrahierbar (Rollett), das Extrakt enthält Muzin, 3) die Einlagerungen von Elastin, 4) die Zellkörper mit ihren gewöhnlichen, hauptsächlich eiweißartigen Elementen; häufig sind dieselben von Fett erfüllt, das Gewebe heißt dann Fettgewebe (vgl. jedoch Kap. XII). In den fötalen und einigen anderen Bindegeweben tritt die leimgebende Substanz gegen die muzingebende zurück.

Im Fettgewebe machen die neutralen Fette ca. 83 pCt. des Gesamtgewichts aus; unter ihnen überwiegt das Olein bedeutend, relativ wenig Palmitin, am wenigsten Stearin, Fette flüchtiger Fettsäuren nur in Spuren; der Schmelzpunkt liegt unterhalb 15—20°. Beim Kinde ist das Fett etwas palmitinreicher als beim Erwachsenen, daher schwerer (bei 45°) schmelzbar (L. Langner). Bei gemästeten Tieren ist das Fett ärmer an Fetten fester Fettsäuren als vor der Mästung (Muntz).

Elftes Kapitel.

Die Verdauung, Aufsaugung und Blutbildung.

Geschichtliches. Im Altertum bezeichnete man die Verdauung als Coctio ciborum, indem man an eine dem Kochen vergleichbare Garmachung der Speisen dachte. Im Mittelalter wurde vielfach wirklich ein kochender Einfluß der tierischen Wärme angenommen. Erst im 17. Jahrhundert entwickelten sich bestimmtere Vorstellungen. und zwar nahmen die Iatrochemiker, von der Wahrheit nicht sehr fern, ein verdauendes Ferment im Magen an, dessen Zusammenhang mit einer Absonderung sie jedoch nicht erfaßten, während die iatromechanische Schule die Verdauung nur als fortschreitende mechanische Zerkleinerung betrachtete. Erst Réaumur (1752) und Spallanzani (1783) stellten als das Hauptmoment der Verdauung den Magensaft fest, der ohne mechanische Beihilfe verdaut. Die saure Reaktion desselben, welche schon vor Réaumur bekannt war, wurde erst 1834 durch Prout von freier Salzsäure hergeleitet, während das Pepsin von Schwann 1836 erkannt wurde. Das ganze Verdauungsgeschäft wurde zum ersten Male infolge einer 1823 von der Pariser Akademie gestellten Preisaufgabe von Leuret & Lasseigne und von Tiedemann & Gmelin einer klassischen experimentellen Bearbeitung unterworfen. Während die natürliche Magenverdauung von Beaumont an einem Manne mit Magenfistel 1834 sorgfältig beobachtet wurde, lehrte im gleichen Jahre Eberle künstlichen Magensaft bereiten und mit ihm künstlich verdauen. Künstliche Magenfisteln legte erst Blondlot 1843 an. Die zuckerbildende Wirkung des Speichels entdeckte Leuchs 1831.

Die Kenntnis der Vorgänge im Darm begann erst durch Cl. Bernard's Entdeckung (1848), daß der Bauchspeichel Fette verdaut, was schon Eberle behauptet hatte. Corvisart entdeckte 1857 die eiweißverdauende Wirkung dieses Sekretes, welche Kühne (1867) in einem wesentlichen Punkte weiter verfolgte. Den Darmsaft lehrte erst Thiry (1865) in reinem Zustande gewinnen. Noch heute harren wichtige die Darmverdauung betreffende Fragen, namentlich die Funktion der Galle, ihrer Lösung.

Von umfassenden und fördernden Arbeiten über die gesamte Verdauung sind noch die von Frerichs (1849) und von Bidder & Schmidt (1852) zu nennen.

Auf dem Gebiete der Resorption und Assimilation war wohl die wichtigste Entdeckung die der mit Milchsaft gefüllten Chylusgefäße durch Aselli 1622, worauf bald die des Ductus thoracicus (Pecquet 1649) und der Lymphgefäße (Rudbeck 1651) folgte. Von großem Einfluß auf die Physiologie war die Entdeckung der Endosmose durch Dutrochet 1828. Die Resorption durch die Blutgefäße stellte Magendie 1809 durch klassische Versuche fest. Als epochemachend ist noch anzuführen die Entdeckung des Zucker- und Glykogengehalts der Leber und des Zuckerstichs durch Bernard 1848—1855.

I. Die Mechanik des Verdauungsapparates.

Die festen und flüssigen Nahrungsmittel werden in das obere Ende des Verdauungskanals. den Mund. aufgenommen. und unterliegen, wie bei der Extraktbereitung in der Apotheke. einer Zerkleinerung und Behandlung mit lösenden und löslich machenden Flüssigkeiten, durch welche

sie für die Aufnahme in die Säfte vorbereitet werden. Der gewonnene Auszug wird von den Wänden des Kanals aufgesogen und dadurch von dem unextrahierbaren Rest, dem Kot, gleichsam abfiltriert, welcher letztere durch das untere Ende des Kanals, den After, ausgeworfen wird. Bei den Pflanzenfressern, deren Nahrung viel schwieriger extrahierbar ist als die der Fleischfresser, ist der Kanal viel länger als bei letzteren.

	Verhältnis der Kanallänge zur Körperlänge	Verhältnis der Kanaloberfläche zur Körperoberfläche
Rind (Pflanzenfresser)	21 : 1	3 : 1
Schwein (Omnivor)	15 : 1	?
Katze (Fleischfresser)	4,5 : 1	1,7 : 1

1. Die Vorgänge im Munde.

Für gewöhnlich, d. h. bei geschlossenem Munde, hat die Mundhöhle von den Lippen bis zum Abschluß zwischen Zungenwurzel und Gaumensegel nur ein kapillares Lumen; der Unterkiefer wird daher samt der Zunge vom Luftdruck getragen, so daß es mehr Anstrengung kostet, den Kiefer abgezogen als angezogen zu erhalten; die Mundhöhle hat dabei einen negativen Druck von 2—4 mm Hg (Mezger, Donders).

Zum Saugen mit dem Munde besitzt der Mensch mehrere Hilfsmittel (Auerbach): 1. die Inspiration; dies ist das mächtigste Mittel, mit welchem z. B. Küfer ohne abzusetzen bis 2 Liter in eine Kugelpipette einsaugen und einen Saugdruck von 70 mm Hg ausüben können (vgl. S. 546); 2. das reine Mundsaugen, dessen Kapazität nur bis etwa 80 cm³ geht, hat dagegen größere Kraft, bis 100—150 mm Hg; es geschieht zum Teil durch Herabziehen des Unterkiefers, für gewöhnlich aber nur durch senkrechtes Herabziehen der Zunge. Durch Wiederholung unter Verschlucken der eingetretenen Luft und ventilartigem Schluß der Zunge kann man sogar einen Saugdruck von fast einer Atmosphäre erreichen. Die Saugkraft des Säuglings wird zu etwa 25 mm Hg angegeben (Litinskj).

Das Kauen beginnt mit gröblichem Zerschneiden zwischen den messerförmigen Schneidezahnreihen, hierauf folgt eine Zermalmung zwischen den höckrigen Flächen der Back-(Mahl-)Zähne. Bei den pflanzenfressenden Säugetieren sind die Backzähne für das Zermalmen des resistenten Futters meist besonders ausgestattet. Sie haben nicht bloß einen oberflächlichen Schmelzüberzug, sondern sie sind schmelzfaltig, d. h. von vertikal gestellten Schmelzfalten ganz durchzogen, so daß die sich stark abnutzenden Kauflächen nach Verbrauch der oberflächlichen Schicht stets Schmelzleisten darbieten; da diese sich langsamer abnutzen als das Zahnbein, so stehen sie über das letztere hervor, und verleihen der Kaufläche eine mühlsteinartige Rauhigkeit. Bei den Omnivoren sind die vorderen Backzähne ähnlich denen der Fleischfresser, die hinteren

schmelzfaltig. Die Raubtiere haben keine eigentlichen Mahlflächen an den Backzähnen, sondern die Höcker derselben sind zu scharfen Spitzen entwickelt, welche scheerenartig gegen einander wirken. — Die Eckzähne sind bei vielen Tieren zu weit hervorstehenden spitzen Haken entwickelt, welche oft als Waffe dienen. — Den Wiederkäuern fehlen die oberen Schneidezähne (der Zwischenkiefer hat keine Zahnalveolen), statt derselben wirkt das harte Flotzmaul als Widerlager.

Das Beißen geschieht durch abwechselnde An- und Abziehung des Unterkiefers senkrecht gegen den Oberkiefer, also Drehung des ersteren um eine durch seine beiden Gelenke gehende, horizontale Axe: die Anziehung durch den Masseter, Temporalis und Pterygoideus internus, die Abziehung durch den Digastrikus, Mylo- und Geniohyoideus, bei befestigtem Zungenbein (Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus, Sternothyreoideus). Zur Zermalmung gehört eine Verschiebung der Gelenkköpfe des Unterkiefers in ihren Gelenkgruben, welche den Unterkiefer in sagittaler und in frontaler Richtung bewegt. Hierzu dienen besonders die Pterygoidei externi, welche den Unterkiefer nach vorn und bei einseitiger Kontraktion nach der andern Seite hin ziehen; ferner die oben genannten drei Abzieher des Kiefers, die eine nach hinten ziehende Komponente haben.

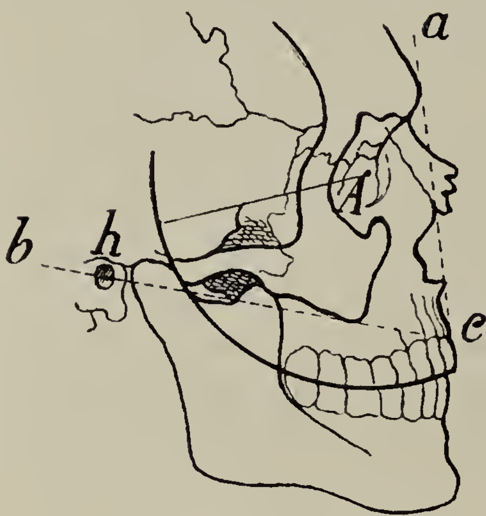


Fig. 213.

Im Profil betrachtet bilden die Mahlflächen oder Abnutzungsflächen der Zähne keine gerade Linie, sondern einen Kreisbogen (s. Fig. 213), dessen Fortsetzung durch den vordersten Punkt des Gelenkkopfes geht und dessen Mittelpunkt *A* in der Augenhöhlenprojektion liegt. Die Mahlflächen bilden also bei der Sagittalverschiebung eine Art zylindrischer Gelenkfläche, deren Axe frontal durch die Augenhöhlen geht; hierdurch ist erreicht, daß eine Sagittalbewegung mit schleifenden Zähnen möglich ist, ohne mit der Gestalt des Kiefergelenks (Tuberc. articulare) in Widerspruch zu treten (Graf Spee). (Der Winkel *acb* der Figur ist der Camper'sche Gesichtswinkel, vgl. S. 298; *h* ist die Mündung des Gehörgangs.)

Das Kiefergelenk ist nur für geringe Exkursionen, wie sie beim Sprechen erfolgen, einfaches Scharniergelenk. Schon bei weiter Oeffnung des Mundes findet, wie man an sich selbst fühlen kann, eine Art Luxation statt, indem der Gelenkkopf aus der Gelenkgrube auf das Tuberculum articulare vorrückt. Außerdem gestattet die Gelenkgrube eine Verschiebung des Gelenkkopfes in der Richtung der Drehaxe (frontal). Von den beiden Pterygoidei wirkt verschiebend hauptsächlich der externus. Seine Insertion an der Schädelbasis (der Raumwinkel zwischen Tuber maxillae, Proc. pterygoideus und Ala magna des Keilbeins) liegt nicht wesentlich nach oben, dagegen nach innen und vorn von seiner Insertion am Unterkiefer (Grube unter dem Gelenkkopf). Er

hat also keine anziehende (beißende) Komponente, sondern zieht den Unterkieferast nach innen (d. h. nach der anderen Seite) und vorn. Kontrahieren sich beide externi symmetrisch, so heben sich die Züge nach innen auf und es bleibt nur die Vorschiebung übrig. Der Pterygoideus internus hat nur eine schwache einwärts und vorwärts ziehende Komponente, und ist wesentlich wie der Masseter (dem er an der Innenseite des Unterkiefers gegenüber liegt) ein Beißmuskel.

Das Hineinschieben des Bissens oder seiner Teile zwischen die Zahnreihen geschieht von außen her durch die Wangen- und Lippenmuskeln, bes. den Buccinator, von innen her durch die Zunge. Letztere vermag auch, weichere Bissen durch Andrücken und Reiben gegen den harten Gaumen zu zerquetschen.

Die Zunge wird in toto durch den Genioglossus und Geniohyoideus nach vorn und unten, durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen. Diese Muskeln, sowie der Lingualis, durchsetzen den Zungenkörper mit vertikalen, queren und longitudinalen Fasern. Durch Kombination ihrer Kontraktionen kann er die mannigfachsten Formen annehmen: Abplattung durch Kontraktion der Vertikal- und Querfasern, Verkürzung durch Kontraktion der Längsfasern, nach oben konkave Rinne durch Kontraktion der Quer- und der inneren Vertikalfasern. Konvexität nach oben durch Kontraktion der unteren Querfasern. Die Seitwärtsbiegung erfolgt bei zurückgezogener Zunge durch den Stylo-, Hyo-, Chondro- und Palatoglossus (F. Lange), bei vorgestreckter Zunge durch den Genioglossus der anderen Seite (Schiff). Gehoben wird die Zunge durch Abplattung des Mundbodens mittels des Mylohyoideus.

Die Nerven für den Kauapparat verlaufen im Ram. maxillaris inferior trigemini, bes. seinem oberen Zweig: Krotaphitico-buccinatorius, welcher den Masseter, Temporalis, die Pterygoidei versorgt (der Ram. buccinatorius ist wesentlich sensibel, der M. buccinator wird vom Fazialis versorgt): ferner im Fazialis und im Hypoglossus wegen der Mitwirkung der Weichteile. Das Zentrum für die Kaubewegungen liegt im Kopfmark. Das Kauen geschieht größtenteils unbewußt als komplizierter Reflex, für welchen das feine Tasten der Zunge (S. 332) und die Sensibilität der Mundschleimhaut und der Zähne (S. 327) eine wesentliche Rolle spielen.

Durch das Kauen und die gleichzeitige Einspeichelung wird der formbare Brei des Bissens gebildet.

Beim Essen fester Speisen wird ein Volum von etwa 5 cm³ zum Kauen abgebissen und in etwa ½ min zerkaut; gröbere Reste werden nicht mit verschluckt, sondern nachgekaut (Gaudenz). Beim Trinken schließt sich das Schlucken unmittelbar an das durch Saugung unterstützte Eingießen an; das Gaumensegel ist dabei stark gehoben (Einthoven). Im Liegen ist das Trinken sehr erschwert.

2. Das Schlucken.

Das Verschlucken des Bissens, sowie der Flüssigkeiten hat den Charakter der zur Fortbewegung in Kanälen sehr allgemein verwendeten

Peristaltik, d. h. fortschreitende Schnürung durch die Wandmuskulatur; im Munde und Rachen ist jedoch, wegen der komplizierten Gestalt, der Vorgang weniger einfach als im Darme. Der Bissen wird zunächst auf dem vorderen Teil der Zunge, welche eine nach oben konkave Rinne bildet, durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Anpressung derselben an den harten Gaumen fortgeschoben und gelangt hinter den vorderen Gaumenbogen. Zugleich nähert sich die Zungenwand durch die Hebung des ganzen Mundbogens und des Zungenbeins (s. unten) dem Gaumensegel, und durch Kontraktion der Musc. palatoglossi schließen die vorderen Gaumenbogen fest der Zunge an, wodurch der Bissen von der Mundhöhle abgesperrt ist. Der weiche Gaumen bildet aber in diesem Moment, indem er sich hebt, auch nach oben einen dichten Abschluß gegen das Cavum pharyngonasale und die Nasenhöhle; die hinteren Gaumenbögen sind dabei einander stark genähert (Mm. pharyngopalatini), würden aber doch wohl nicht zum Abschluß und zum Anschluß des Velum an die hintere Rachenwand ausreichen, wenn nicht letztere dem Velum in Gestalt eines queren Wulstes (*m*, Fig. 215) entgegenkäme (durch Kontraktion des Constrictor pharyngis superior, Passavant). Die Hebung des Segels geschieht durch Kontraktion des Levator und Circumflexus palati. Die mächtigste Schluckaktion aber besteht in der Hebung des Kehlkopfs: Zungenbein und Kehlkopf werden einander genähert (Thyreohyoideus) und beide stark nach vorn und oben gezogen (Genio- und Mylohyoideus, Digastricus anterior; der Unterkiefer, welcher durch die

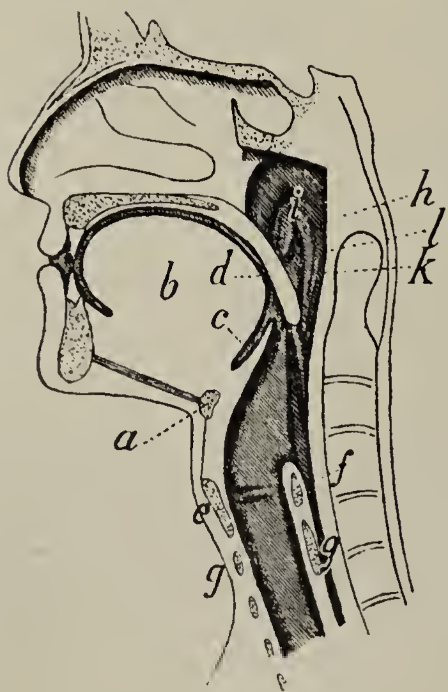


Fig. 214.

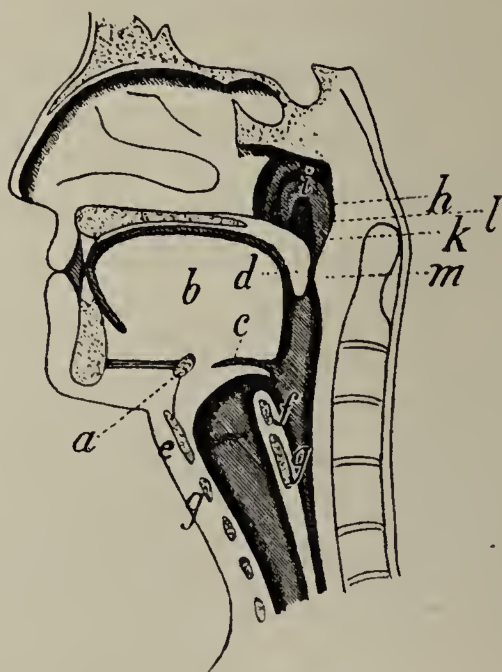


Fig. 215.

a Zungenbein. *b* Zunge. *c* Sinus glosso-epiglotticus. *d* Gaumensegel. *e* Durchschnitt des Schildknorpels. *f* Gießbeckenknorpel. *gg* Durchschnitte des Ringknorpels. *h* Tubenostium (links geschlossen, rechts geöffnet. *i* Tubenwulst. *k* Wulstfalte. *l* Levatorwulst. *m* Passavant'scher Wulst.

Kaumuskeln angezogen ist, bildet den festen Halt); auch den Pharynx ziehen der Stylo- und Salpingopharyngeus nach oben; hierdurch wird die Zungenwurzel nach hinten umgebogen und samt der Epiglottis auf den Kehlkopfeingang gedrückt, so daß der Bissen auch in den Kehlkopf nicht eindringen kann, sondern der fortschreitenden Schnürung durch die Constrictores pharyngis folgend keinen anderen Weg als in den Oesophagus hat. Beim Vorübergang an der schleimdrüsenreichen Gegend der Tonsillen wird er mit Schleim überzogen und dadurch seine Fortbewegung erleichtert.

Fig. 214 stellt den Ruhezustand und Fig. 215 die hauptsächlichste Schlingstellung des Pharynx dar. In Fig. 215 sieht man die Vorziehung der Zungenwurzel, den Schluß des Kehlkopfes, die Hebung des Gaumensegels, und die Bildung des Passavant'schen Wulstes. Bei der Hebung des Segels findet auch Oeffnung der Tuba Eustachii unter Veränderungen der von der Tubenöffnung ausgehenden Schleimhautwülste und Falten statt (S. 354), auf welche die Figur hindeutet. Ganz genau ist der Mechanismus des Segelabschlusses nach oben und der beteiligten Muskeln übrigens nicht festgestellt.

Auch bei fehlender Epiglottis kann die Zungenwurzel den Kehlkopfeingang, wenn auch weniger sicher, schließen. Die Tasche zwischen Zungenwurzel und Epiglottis ist beim Schlucken so vollkommen geschlossen, daß von verschluckten (gefärbten) Flüssigkeiten nichts eindringt (Schiff). Zum Kehlkopfverschluß soll auch eine Vorwärtsbewegung der Gießbeckenknorpel beitragen (Stuart). Außerdem schließt sich die Stimmritze (Réthi). Der Eintritt des Bissens in den Pharynx wird beim Kaninchen durch eine aktive Erweiterung desselben, welche aspirierend wirkt, befördert (Réthi).

Die Bewegung durch den Pharynx und Oesophagus kann auf zwei Arten vor sich gehen: a) für Flüssigkeiten wesentlich passiv, indem die Kontraktion des Schlundkopfs, vielleicht sogar der bloße Mund- und Zungendruck, den „Schluck" durch den Schlund bis an die Kardia spritzt, wo die Oeffnung derselben abgewartet wird (Kronecker mit Falk und Meltzer); b) für feste Bissen aktiv durch die Peristaltik der Wandmuskulatur, welche im oberen Drittel quergestreift, in den unteren zwei Dritteln glatt ist. Diese Peristaltik, welche auch beim Verschlucken von Flüssigkeiten der Durchspritzung nachfolgt, erfolgt mit so großer Kraft, daß Hunde hölzerne Kugeln verschlucken können, welche durch Faden und Rolle mit 250—450 g belastet sind (Mosso).

Der erstere Bewegungsmodus ist viel schneller als der letztere, wie man durch Einführung einer Schlundsonde konstatieren kann, deren unteres Ende eine nachgiebige Stelle hat, und welche mit einem Pantographen verbunden ist; beim Verschlucken von Wasser sieht man dann zwei Markierungen auftreten: die erste, welche fast gleichzeitig mit der (auf ähnliche Weise registrierten) Kontraktion des Pharynx auftritt, rührt von der direkten Hinabpressung, die zweite, etwa 7 Sekunden spätere, von der anlangenden peristaltischen Welle her. Folgen mehrere Schlucke rasch hinter-

einander, so tritt das peristaltische Schlucken (Nachschlucken) erst nach dem letzten ein (MELTZER).

Die vorstehende Darstellung, welche sich auf den Menschen bezieht, wird von einigen Autoren in gewissen Punkten angefochten. Bei Katzen und Vögeln kommen Spritzschlucke nicht vor (CANNON & MOSER). Die Angaben über die Dauer des Schluckaktes sind äußerst verschieden. Der Spritzschluck nimmt nur etwa $^1/_{10}$ sek in Anspruch: jedoch hat das Verschlucken über $^1/_2$ sek auf die Oeffnung der Kardia zu warten (MELTZER). Der peristaltische dauert mindestens 6—7 sek, wovon der Hauptteil auf den unteren, glattmuskeligen Schlundabschnitt kommt. Bei Katzen werden 9—12 sek, bei Hunden 4—5 angegeben. Man kann, wenn man dem Futter das schwere und daher für Röntgenstrahlen undurchlässige Wismutnitrat zusetzt, den Schluckakt auf dem Fluoreszenzschirm verfolgen.

Innervation des Schluckens.

Die Schluckbewegung ist eine geordnete Reflexbewegung, welche durch Berührung der Zunge, des Gaumensegels und seiner Umgebung, auch der Kehlkopfschleimhaut, ausgelöst wird, hauptsächlich durch den Bissen selbst: das sog. Leerschlucken ist nur ein Verschlucken von Speichel, und wird nach Erschöpfung des Speichelvorrats unmöglich. Auf Berührung des Zungenrückens nimmt die Zunge sofort die Löffelform an (WASSILIEFF). Im Oesophagus pflanzt sich die Kontraktionswelle auch über unterbundene oder exzidierte Schlundstellen hinweg fort, ein Beweis, daß die Koordination im Zentralorgan und nicht durch den Zusammenhang des Rohres selbst bedingt ist (MOSSO). Die Fortpflanzung erfolgt im oberen, quergestreiften Abschnitt schneller als im unteren (KRONECKER & MELTZER).

Die beim Schlucken beteiligten motorischen Nerven sind: der Hypoglossus für die Zunge, Plexus pharyngeus (gebildet vom Glossopharyngeus, Vagus-Akzessorius und Sympathikus) für den Rachen, und Vagus (R. recurrens) für den Oesophagus. Der Tensor palati mollis und der Mylohyoideus werden außerdem vom Trigeminus versorgt. Die sensiblen Fasern, welche reflektorisch das Schlingen einleiten, liegen in den Gaumenzweigen des Trigeminus, besonders aber im R. laryngeus sup. vagi (BIDDER), zum Teil auch im Rekurrens (KRONECKER & LÜSCHER). Das Reflexzentrum liegt im Kopfmark (nach MARCKWALD beim Kaninchen oberhalb der Spitzen der Alae cinereae).

Die reflektorisch vom Laryngeus sup. ausgelösten Schluckbewegungen sind stets von Atembewegung begleitet, auch wenn im übrigen aus irgend welchem Grunde Atmungsstillstand herrscht: das Schluck- und das Atmungszentrum scheinen also eine innige Beziehung zu besitzen (STEINER, MARCKWALD).

Außer den das Schlucken auslösenden Nerven existieren höchst wahrscheinlich auch reflektorisch hemmende. Hierauf deutet das oben erwähnte Verhalten des

Nachschluckens bei einer Reihe von Schlucken: jeder Anfangsschluckakt bewirkt ein Nachschlucken, unterdrückt aber dasselbe, wenn es durch einen vorgängigen Anfangsschluckakt ausgelöst war. Die betr. Hemmungsnerven sollen hauptsächlich im Glossopharyngeus verlaufen (Kronecker & Meltzer), was aber nicht unbestritten ist.

Außerdem existiert, wenigstens bei manchen Tieren auch noch eine zentrifugale Hemmungswirkung, und zwar des Vagus. Der isolierte Oesophagus zeigt bei vielen Tieren teils tonische teils rythmische Kontraktionen, sowohl am Frosche (hier etwa 1—3 p. min, Stiles), als am Warmblüter: dieselben sind nach Durchschneidung der Vagi weit lebhafter (Magendie, Bernard, Goltz).

Während des Schluckakts ist die Pulsfrequenz zuerst beschleunigt, dann verlangsamt, der Blutdruck herabgesetzt (Meltzer).

c. Die Mechanik des Magens.

Der Magen ist eine Erweiterung des Digestionskanals, welche für längeres Verweilen des Inhaltes eingerichtet ist. Bei niederen Wirbeltieren, und bei allen im Embryonalzustand, spindelförmig und longitudinal gerichtet, nimmt er bei Säugetieren eine quere Lage ein, und entwickelt eine blindsackartige, meist dem Darmende gegenüberstehende Erweiterung, den Fundus. Die Längs- und die Ringschicht der Muskulatur des Darmrohres ist auch am Magen vorhanden; die Ringschicht ist an der Kardia und am Pylorus zu Sphinkteren entwickelt.

Die Beobachtung der Magenmechanik ist sehr schwierig, und die Angaben daher vielfach widersprechend. Die einfache Bloßlegung bringt durch Abkühlung Schädigungen mit sich: besser ist die Eröffnung unter warmer isotonischer Flüssigkeit. An Magenfisteln (S. 566) läßt sich, so wertvoll sie für das Studium der Absonderung sind, über die Bewegungsvorgänge wenig feststellen: jedoch kann man von Duodenalfisteln aus den Pylorus mit dem Finger palpieren. Die vielfach benutzte Einführung registrierender Gummiballons und ähnliche Hilfsmittel sagen über speziellere Bewegungen nichts aus. Etwas zweckmäßiger erscheint die neuerdings vielfach verwendete Röntgendurchstrahlung nach Einführung von Wismutpräparaten (S. 610). Bei Kindern ist umgekehrt getrunkenes Wasser infolge seiner Durchlässigkeit für Röntgenstrahlen im Magen sichtbar. Ueber Entleerungen des Mageninhalts in den Darm hat man auch durch Messung des Inhaltsrestes nach Entnahme mit der Schlundsonde Aufschluß gesucht.

Die Kardia ist durch das Zwerchfell ziemlich in ihrer Lage befestigt, ebenso der Pylorus durch das wegen seines kurzen Gekröses fixierte Duodenum. Diese beiden Punkte legen also für den Magen eine Drehaxe von annähernd frontaler Richtung fest. Bei starker Füllung durch Genossenes oder durch Gasentwicklung muß sich der hinten an die Wirbelsäule sich anlehnende Magen um diese Axe drehen, so daß die sonst nach unten gerichtete große Kurvatur sich nach vorn wendet und eine Auftreibung des Epigastriums hervorbringt. Die Kapazität des menschlichen Magens ist am Lebenden auf 1—2 Liter zu veranschlagen (Kelling).

Im normalen Zustande ist sowohl die Kardia wie der Pylorus ge-

schlossen. Die Kardia öffnet sich nur im Anschluß an das peristaltische Schlucken; durch Spritzschluck herabgelangte Flüssigkeiten müssen daher vor der Kardia den nächsten peristaltischen Schluck abwarten (S. 609 f.) und gelangen mit hörbarem Geräusch in den Magen. Magengase gelangen dagegen bei aufrechter Körperhaltung leicht in den Oesophagus. Ueber Oeffnung der Kardia beim Erbrechen s. unten.

Wie die Eröffnung der Kardia an das Schlucken, so ist die des Pylorus an die entleerende Aktion des Magens gebunden, und zwar ist letztere wesentlich eine anscheinend peristaltische Bewegung des sog. Antrum pylori, d. h. des an den Pylorus angrenzenden, durch eine seichte Einschnürung (Sphinkter antri) vom Fundusteil abgegrenzten Magenabschnittes, an welchem man besonders beim Hunde weit lebhaftere Bewegungen sieht, als am Fundusteil (Rossbach; Hofmeister & Schütz). Die Entleerungen in das Duodenum erfolgen in Intervallen, und sind nicht allein vom Zustande des Mageninhaltes, sondern auch vom Inhalt des Duodenums abhängig. Entleert werden hauptsächlich die flüssigen oder verflüssigten Substanzen (Schüle, Moritz); feste scheinen aus dem Antrum in den Fundus zurückgetrieben zu werden. Auch die Beschaffenheit und die Temperatur des Inhalts ist von Einfluß; so wird angegeben, daß sekretionserregende Substanzen länger verweilen (Moritz), kaltes Getränk länger als warmes (Schüle, Leven). Der Einfluß des Duodenums besteht hauptsächlich darin, daß Füllung desselben den Pylorus reflektorisch geschlossen hält (v. Mering, Moritz), jedoch nur wenn der Duodenalinhalt Säure oder Fett enthält (Pawlow mit Serdjukow und Lindwarew).

Die Dauer des Verweilens im Magen ist wenig bekannt, jedenfalls nach Quantum und Verdaulichkeit verschieden, und außerdem von der beständig wirksamen Resorption abhängig. Wasser verweilt beim Hunde 12—15 min (Leven). Die Art der Bewegung, abgesehen von der Entleerungsaktion des Antrum, ist fast unbekannt. Der Magen ist in der Regel um seinen Inhalt tonisch kontrahiert, und die Bewegung fehlt bei leerem Magen und im Schlafe. Im Fundusteil scheint sie träge zu sein, denn man findet hier, wenn man den Magen gefrieren läßt, nur die Wandschicht des Inhaltes sauer, während der Inhalt des Pylorusteils gleichmäßig durchsäuert ist (Grützner & Heyde). Der Kaninchenmagen wird meist auch ohne Fütterung gefüllt angetroffen, anscheinend nur, weil die Tiere ihren Kot fressen (Swirski).

Die Innervation der Magenbewegungen ist sicher sehr verwickelt, und das Spiel der mannigfachen Reflexe, vom Magen selbst und vom Darm her, kann durch so primitive Versuche wie Durchschneidungen und Reizungen ganzer Nervenstämme nicht aufgehellt werden. Die einwirkenden Nerven verlaufen wesentlich im Vagus und im Splanch-

nikus. Durchschneiden der Vagi stört die Magenbewegungen beträchtlich, Reizung des Vagus macht häufig allgemeine Kontraktion, aber nicht immer, weil offenbar auch Hemmungsfasern im Vagus enthalten sind. Aehnliches gilt vom Splanchnikus.

Besonders am entnervten Magen (Goltz u. A.) sieht man sowohl bei Fröschen wie bei Warmblütern außer tonischer Kontraktion meist rythmische Bewegungen im Ganzen oder an einzelnen Teilen wie Kardia und Pylorus. Dieselben werden namentlich lebhaft durch dyspnoische Reizung (Verschluß der Art. coeliaca), und umgekehrt gehemmt (z. B. die Kardia geöffnet) durch Reizung des Vagus (Openchowsky, Langley) und des Splanchnikus (Oser, Dobbert, Pawlow).

Alle spezielleren Angaben sind sehr widerspruchsvoll: so schreiben Einige die motorische, resp. verstärkende Wirkung hauptsächlich dem Splanchnikus, die hemmende ausschließlich dem Vagus zu; Andere behaupten antagonistische Wirkung beider Nerven auf die beiden Muskelschichten. Auch die Lage des Reflexzentrums ist zweifelhaft. Aus dem Umstande, daß Reizung einer Stelle des isolierten Froschmagens eine am oberen Ende beginnende Kontraktion auslöst, hat man auf ein intrakardiales Reflexzentrum geschlossen (Barbèra), andrerseits sind Reflexzentra im Rückenmark (Glaessner), und durch die Beteiligung der Vagi auch im Gehirn nachgewiesen. Jede starke Reizung des zentralen Endes sensibler Nerven, auch des Vagus, bringt den Magen reflektorisch zum Stillstande, wenn die Vagi (resp. der andere Vagus) erhalten sind (Morat, Wertheimer).

Anhang. Erbrechen. Akzessorische Schlund- und Magengebilde. Wiederkäuen.

Das Erbrechen ist eine durch Magenreizung (Ueberfüllung, ätzende Substanzen, abnorme Verdauungsprodukte) oder gewisse Gifte, sog. Brechmittel, hervorgerufene, von Ekelgefühl eingeleitete Entleerung des Magens nach oben. Die Brechmittel, namentlich der Brechweinstein (Antimon-Kaliumtartrat), wirken auch wenn sie in die Venen injiziert werden (Magendie). Das Erbrechen findet um so leichter statt, je mehr der Magen nur eine longitudinale Darmerweiterung (wie bei Fischen und Amphibien) darstellt; die Querstellung des Magens, namentlich aber starke Entwicklung des Fundus, erschwert es; deshalb brechen Raubtiere leichter als Pflanzenfresser, Kinder leichter als Erwachsene. Vögel erbrechen nur aus dem Kropf. Bei Fischen und Amphibien reicht die Magenbewegung zum Erbrechen aus (Mellinger), bei Säugetieren muß die Bauchpresse mitwirken (Magendie), jedoch kann letztere allein kein Erbrechen machen, sondern es ist aktive Beteiligung des Magens nötig. Die letztere bewirkt u. a. Oeffnung der Kardia (Schiff); ob Kontraktionen des Fundusteiles eintreten, oder dieser nur (bei kontrahiertem Sphinkter antri) durch die Bauchpresse entleert wird (Cannon), ist nicht sicher. Ansaugung durch den Thorax soll unterstützend wirken (Lüttich). — Das Zentralorgan für den Brechakt ist dem Respirationszentrum nahe verwandt (Hermann): Brechmittel verhindern das Zustandekommen der Apnoe (S. 554), und ebenso verhindert starke künstliche Respiration das Zustandekommen des Brechakts; das Brechmittel scheint also das Respirationszentrum stark zu erregen (Hermann & Grimm). Das Erbrechen scheint auch bei Injektion von Brechweinstein in das Blut

reflektorisch vom Magen auszugehen, denn das erste Erbrochene enthält Antimon (Hermann mit Kleimann & Simonowitsch). Doch gibt es anscheinend auch zentral wirkende Brechmittel, besonders Apomorphin. — Sehr ähnlich der Mechanik des Brechakts ist die der Ruktus (Lüttich).

Manche Tiere haben akzessorische Schlund- und Magengebilde, in welchen die Zerkleinerungsarbeit oder die Einwirkung des Speichels fortgesetzt wird. Zu ersteren gehört der Kaumagen der Käfer, das Magengerüst der Krebse und der (anscheinend dem Antrum pylori entsprechende) Muskelmagen der Vögel, zu den letzteren der Kropf der fleisch- oder körnerfressenden Vögel und die Vormägen der Wiederkäuer. Bei letzteren gelangt nur flüssiges oder feinbreiiges (wiedergekautes) Futter direkt an das wirkliche Ende des Oesophagus, in den Blättermagen (Psalter) und den eigentlichen Drüsenmagen (Labmagen), während das grobe, nur oberflächlich durchgekaute Futter die Lefzen einer Spalte im unteren Oesophagusteil auseinander drängt und in zwei drüsenlose Säcke, den Netzmagen (Haube) und den Wanst (Pansen), fällt, um hier mit Speichel digeriert und portionsweise durch einen noch dunklen Mechanismus zum Wiederkäuen wieder in das Maul befördert zu werden. Der ganze Vorgang des Futteraufsteigens und des Wiederkäuens ist reflektorischer Natur, denn er tritt auch in tiefer Narkose ein, wenn der Pansen oder der Netzmagen gereizt werden (Luchsinger). Der ganze Mechanismus scheint dem des Erbrechens nahe zu stehen, obwohl Brechmittel grade bei Wiederkäuern unwirksam sind.

Die akzessorischen Mägen sind in der Regel drüsenlos. Dagegen hat der Muskelmagen der Vögel Drüsen, deren Sekret jedoch zu einem hornigen Ueberzuge erhärtet, welcher lediglich mechanische Bedeutung besitzt. Hühnervögel und Strauße verschlucken Steine, Glas u. dgl. behufs Zerreibung der harten Ingesta; Strauße verhungern, wenn sie daran verhindert werden (Sappey). Der Kropf vieler Vögel ist reich an Drüsen, welche ein verdauendes Sekret liefern.

4. Die Darmbewegung.

Die Beobachtung der natürlichen Darmbewegung ist mit ähnlichen Schwierigkeiten verbunden, wie die der Magenbewegung. Die Eröffnung der Bauchhöhle wirkt stark verändernd ein, durch Abkühlung und Luftreiz; die gewöhnliche Ansicht, daß sie die Bewegung verstärkt, wird neuerdings bestritten, es soll vielmehr Hemmung vorherrschen (Pal). Um diese Störungen auszuschließen, wird vielfach die Eröffnung im warmen Kochsalzbade (0,6 pCt.) vorgenommen, oder die Bauchhöhle mit der Lösung angefüllt (Sanders-Ezn u. A.), oder wenigstens der Peritonealsack uneröffnet gelassen. Bei sog. Bauchbrüchen des Menschen kann man zuweilen den Darm durch die bloße Hautdecke ziemlich direkt beobachten. Ein anderes Beobachtungsmittel ist die Einführung geeigneter Körper in Vella'sche Fisteln (S. 571), oder in das obere Darmende vom Magen aus: durch angehängte Fäden kann man die Fortbewegung beobachten. Sind diese Körper elastische Ballons und ist statt des Fadens ein Kautschukschlauch angeschlossen (zur Verhütung der Dehnung enthält derselbe einen Bindfaden), so kann man die Darmkontraktionen registrieren, ferner durch Einspritzungen in den Schlauch den Darm absperren u. dgl. (Tappeiner). Neuerdings ist auch die schon erwähnte Röntgen-Durchleuchtung nach Einführung von Wismutpräparaten benutzt worden.

Ohne Weiteres ergibt sich aus dem Erscheinen genossener Substanzen in den Exkrementen, daß der Darmkanal seinen Inhalt in der

Richtung vom Magen zum After allmählich vorschiebt, und zwar durch die bei Eröffnung der Bauchhöhle sofort sichtbare peristaltische Bewegung. Dieselbe ist im Dünndarm weit lebhafter als im Dickdarm. Der erstere macht nicht allein in sich Bewegungen, sondern die Darmschlingen kriechen vielfach wurmartig über einander fort, was durch die Länge des Gekröses ermöglicht wird; das Gekröse verhindert zugleich Verschlingungen. Nur das Duodenum, dessen Gekröse kurz ist, verändert seinen Ort nicht. Vollkommen unverständlich ist das mechanische Verhalten des Blinddarmes, eines an beiden Enden geschlossenen, beim Menschen sehr kurzen, bei Pflanzenfressern enorm langen Schlauches, an dessen einem Ende Dünndarm und Kolon nahe bei einander einmünden: am andern Ende ist das Zökum durch den Wurmfortsatz verlängert. Der Rücktritt von Blinddarminhalt in den Dünndarm ist durch die Iliozökalklappe (Volvula coli, Bauhin'sche Klappe), zwei weit in den Blinddarm hineinragende, etwa den Venenklappen vergleichbare Schleimhautfalten, verhindert. Der Blinddarm wird beim Kaninchen stets mit breiigem Inhalt gefüllt angetroffen, und es ist ganz unbekannt, wie dieselben wieder herausgelangen, resp. sich erneuern. Ob auch die Schleimhautfalten des Dünndarms klappenartig wirken, d. h. den Inhalt nur in der normalen Richtung passieren lassen, ist sehr zweifelhaft.

Antiperistaltische Bewegung kommt niemals vor. Schneidet man ein Darmstück, wie bei Anlegung der Thiry'schen Fistel (S. 571), mit Erhaltung seiner Gefäße und Nerven aus der Kontinuität heraus, und näht man es in umgekehrter Lage wieder ein, so befördert es trotzdem seinen Inhalt in peristaltischer Richtung, jetzt also nach dem Magen hin, und am oberen Ende entsteht durch das Zusammentreffen zweier entgegengesetzter Strömungen eine Erweiterung, welche schließlich zum Bersten des Darmes führt, wenn nicht schon vorher die Stauung und Ernährungsstörung tödlich gewirkt hat (Kirstein, Mall u. A.).

Das bei Darmverschlüssen am Menschen beobachtete Kotbrechen tritt beim Hunde nicht ein, muß also in besonderen pathologischen Umständen seine Ursache haben (Kirstein). Kleine Inhaltsteilchen, z. B. Lykopodiumsamen, können einfach durch die hin- und hergehenden Schwankungen des Inhalts vom Mastdarm bis in den Magen gelangen (Grützner).

Die Dünndarmbewegung läßt hauptsächlich folgende Teilerscheinungen herauserkennen: 1) periodische örtliche Kontraktionen, sog. Pendelbewegungen, deren Frequenz zwischen 8 und 20 p. min liegt, 2) langsamere periodische Kontraktionen, welche längere Strecken auf einmal ergreifen, 3) peristaltisch fortschreitende Schnürungen. Ueber die

Geschwindigkeit der Inhaltsbeförderung ist sehr wenig bekannt. Da beim Menschen die Reste von Genossenem etwa 2—3 Tage brauchen, um in den Exkrementen zu erscheinen (Rubner), so würde sich bei einer Darmlänge von 7—8 m eine mittlere Geschwindigkeit von 10—16 cm pr Stunde berechnen; die Geschwindigkeit im Dünndarm muß also erheblich größer sein; direkte Bestimmungen an Hunden (Fremdkörper in Vella-sche Fisteln eingeführt) ergaben Werte zwischen 3 und 120 cm p. Stunde, die niedrigsten für den nüchternen, die höchsten für den Verdauungszustand; auch psychische Einwirkungen (Vorhalten von Futter) wirken beschleunigend. Die Kraft, mit welcher eingeführte feste Körper fortgeführt werden, wird zu 5—10 g, aber auch bis 228 g angegeben (Fubini, Cash, Hess u. A.).

Die Innervation der Darmbewegungen ist nur in groben Umrissen übersehbar. Die Darmwand selbst enthält zwei gangliöse Geflechte: den Plexus submucosus (Meissner), dem man Beziehungen zur Sekretion zuzuschreiben geneigt ist, und den zwischen Längs- und Ringmuskelschicht liegenden Plexus myentericus (Auerbach), welchem man die automatische Darmbewegung zuschreibt. Die Pendelbewegungen zeigt auch der entnervte Darm; sie sollen aber nach Bayliss & Starling rein myogen sein, wie die Herzbewegung. Die Peristaltik scheint dagegen ein koordinierter Reflex zu sein, für welchen die äußeren Nerven nötig sind. Einen Fingerzweig für ihre Erklärung liefert die Beobachtung (Bayliss & Starling), daß lokale Reizung aufwärts Kontraktion, dagegen abwärts Erschlaffung der Darmwand bewirkt. Bei der reflektorischen Beeinflussung des Darms ist auch der Magen beteiligt. Das Duodenum ist in Ruhe, so lange der Pylorus geschlossen ist, bewegt sich aber stark kurz vor dessen Eröffnung, also nicht durch den Reiz des übertretenden Inhalts (Rossbach).

Von den äußeren Nerven sind namentlich Einwirkungen des Vagus und des Splanchnikus beobachtet. Reizung des ersteren, sowie des Plexus coeliacus, mesentericus, des Grenzstranges, der vorderen Spinalwurzeln etwa vom 6. Brustwirbel bis zum Kreuzbein (beim Frosche der hinteren Wurzeln, Steinach), ferner vieler Teile des Rückenmarks und des Gehirns, bis zur Großhirnrinde, macht meist Bewegungen oder beschleunigt die Peristaltik, Reizung des Splanchnikus hemmt dagegen die Bewegungen des Dünndarms (Pflüger). Alle diese Reizerfolge sind sehr unsicher.

Die sehr widersprechenden Angaben der Autoren über die Wirkung der Vagus- und der Splanchnikusreizung erklären sich daraus, daß der Vagus neben den exzitieren-

den auch hemmende, und der Splanchnikus neben den hemmenden auch exzitierende Fasern enthält (Bechterew & Mislawsky u. A.), daß ferner durch Schädigungen des Darms (Bloßlegung, Narkotika) die Wirkungen leicht verhindert werden, endlich die Verhältnisse nicht bei allen Tierarten gleich sind. Auch gekreuzte Innervation der Längs- und Ringmuskelschicht ist, ähnlich wie für die Blase (S. 590), vielfach behauptet (Ehrmann, Courtade & Guyon, Winkler), aber die betr. Angaben weichen von einander ab, und werden auch ganz bestritten. Die Hemmungswirkungen werden sogar überhaupt angezweifelt und auf tonische Kontraktionszustände zurückgeführt (Pal), oder auf die vasomotorischen Wirkungen des Splanchnikus.

Ob sich die Wirkung des Vagus und des Splanchnikus auch auf den Dickdarm erstreckt, ist zweifelhaft. Vielmehr scheint derselbe, ganz wie die Harnblase, einerseits von Lendennerven durch Vermittlung des Plexus hypogastricus, andrerseits von Sakralnerven (Erigens) innerviert zu werden; erstere sollen hauptsächlich hemmend, letztere motorisch wirken (Langley & Anderson; etwas abweichend sind die Angaben von Bayliss & Starling). — Für die Iliozökalklappe wird angegeben, daß der Vagus Schließung, der Splanchnikus Oeffnung mache (Katz & Winkler).

Die Darmbewegungen werden durch Sättigung des Blutes mit Sauerstoff aufgehoben, durch Erstickung und Aortenkompression (Schiff) verstärkt, und sind wahrscheinlich deshalb unmittelbar nach dem Tode sehr kräftig; der sie auslösende Reiz scheint also ähnlich wie beim Atmungszentrum durch die Venosität des Blutes in den Darmgefäßen bedingt zu sein (S. Mayer & v. Basch). Bei Durchleitung warmer indifferenter Flüssigkeiten durch die Gefäße bleiben ausgeschnittene Darmstücke in Ruhe, beim Aufhören der Durchströmung treten periodische Kontraktionen ein; hiernach müßte der Darm selber erregende Stoffe produzieren, deren Beseitigung Ruhe macht (Salvioli).

Von anderen Einflüssen auf die Darmbewegung ist noch folgendes anzuführen. 1) Im Hungerzustande und während der Nacht ist der Darm in Ruhe, Mahlzeiten rufen nach kurzer Zeit ($^1/_4$ Stunde) Bewegungen hervor, besonders Genuß kalten Wassers (Cash, Rossbach). 2) Abkühlung des Körpers oder Darms vermindert die Bewegung, unter 19° (nach Anderen 7°) hört sie auf. Erwärmung wirkt verstärkend, jedoch bei 39° (für Kaninchen) hemmend; daß Hemmung und nicht Lähmung die Ursache ist, wird daraus geschlossen, daß bei 42,5° wieder Bewegung eintritt (Bókai). 3) Viele Substanzen wirken ebenfalls stark ein, sowohl vom Darmlumen als auch von der äußeren Darmfläche aus. Nikotin macht starke Kontraktionen und tetanischen Krampf, auch dann, wenn es in eine Darmarterie eingeführt wird. Atropin wirkt umgekehrt lähmend. Feste Kalisalze bewirken örtlich beschränkte, Natronsalze ausgebreitetere Kontraktion (Nothnagel). Beschleunigend wirken auch gewisse normale Bestandteile des Darminhalts, namentlich die Galle (Fubini, bestritten von Eckhard) und die Darmgase (Bókai). Eine Aufklärung über die Wirkungsweise dieser Agentien (ob muskulär, nervös, direkt, reflektorisch) ist noch nicht erreicht. Ueber Abführmittel s. unten.

Verschluckte Stecknadeln und andere scharfe Körper passieren meist den Darm, ohne sich einzubohren; ja sie kehren sich so um, daß das Kopfende abwärts gerichtet ist; der Grund liegt anscheinend teils in reaktiver Sekretion, teils in Retraktion der von der Spitze berührten Schleimhaut vermöge der glatten Muskelfasern der Schleimhaut und der Zotten; die Umkehrung wird möglicherweise dadurch bewirkt, daß der in das Lumen hineinragende Kopf schneller vorwärtsgeschoben wird (A. Exner).

5. Die Kotentleerung.

Der im Dickdarm gebildete Kot scheint erst kurz vor seiner Entleerung in den Mastdarm einzutreten und dadurch den Stuhldrang zu bewirken. Er wird dann durch den Tonus des glatten Sphinkter ani internus und des quergestreiften Sphinkter externus, sowie durch den ebenfalls das Rektum umschlingenden Levator ani zurückgehalten (Henle, Budge). Die Entleerung (Defäkation) geschieht in meist 24stündigen Intervallen unter Erschlaffung der Sphinkteren und Kontraktion der Mastdarmmuskulatur; die Bauchpresse wirkt unterstützend, ebenso die Kontraktion des Levator ani, welche den Mastdarm komprimiert, und durch Anspannung der Fascia pelvis der Bauchpresse einen Widerhalt gibt.

Der Verschluß und die Entleerung des Mastdarms sind reflektorische Akte, welche im Lendenmark ihr Zentrum haben (S. 274), aber durch den Willen wesentlich modifiziert werden. Nach Isolierung des Lendenmarks vom übrigen Zentralnervensystem treten beim Hunde rythmische Sphinkterkontraktionen ein (Goltz).

Die Nerven für den Mastdarm und seine Sphinkteren verlaufen ganz wie die der Blase (S. 589 f.) und des Dickdarms (s. oben), und zwar wirken beide Systeme (Hypogastrikus, Erigens) antagonistisch; auch wird gekreuzte Innervation (Erschlaffung des Antagonisten) behauptet. Am Mastdarm selbst soll der Hypogastrikus die Quer-, der Erigens die Längsmuskeln motorisch innervieren (Fellner), an den Sphinkteren der Erigens Schließung, der Hypogastrikus Erschlaffung bewirken (v. Frankl-Hochwart & Fröhlich).

Die Abführmittel wirken vielleicht zum Teil (Moreau) durch gesteigerte Sekretion von Flüssigkeiten in den Darm, die meisten aber (Thiry, Radziejewski) durch beschleunigte peristaltische Bewegung, durch welche der Darminhalt an vollständiger Resorption gehindert, und daher reichlich und flüssig entleert wird. Manche Abführmittel erhöhen auch die Kraft der Peristaltik (S. 616) (Brandt & Tappeiner). Die salinischen Abführmittel, deren Wirksamkeit von ihren osmotischen Eigenschaften abhängt (Buchheim), und welche umgekehrt Verstopfung machen, wenn sie in die Gefäße injiziert werden (Aubert), wirken hauptsächlich durch Retention von Wasser im Darm (Buchheim).

II. Der Chemismus der Verdauung und die Aufsaugung durch die Digestionsschleimhaut.

1. Allgemeines.

Die gelösten und verdauten Nahrungsbestandteile werden von der Wand des Magens und des Darmes aufgenommen und gehen teils in die Blut-, teils in die Lymph- (Chylus-) Gefäße derselben über. Durch

Reichtum an beiderlei Gefäßen, ferner durch besondere anatomische Einrichtungen, ist die Darmwand spezifisch für die Aufsaugung ausgestattet. Die letzteren bestehen: 1. in einer beträchtlichen Vergrößerung (etwa auf das 23 fache, HEIDENHAIN) der aufsaugenden Fläche durch Ausstülpungen, die Dünndarmzotten; 2. in einer eigentümlichen Beschaffenheit des Darmepithels (s. unten), 3. in großem Reichtum an retikulärem Gewebe (S. 642).

Die Existenz einer Aufsaugung durch den Verdauungsschlauch ergibt sich aus den einfachsten Tatsachen der Ernährung. Ein direkterer Nachweis erfolgt durch das Auftreten genossener leicht nachweisbarer Stoffe (Jodkalium, Ferrozyankalium) im Harn etc., durch die Allgemeinwirkung verschluckter Gifte u. s. w. Die Schnelligkeit dieser Wirkungen beweist unmittelbar, daß die wesentlichsten Anteile der genannten Aufsaugungen auf die Blutgefäße des Magens und Darms kommen, denn in den Lymphgefäßen ist die Fortbewegung sehr langsam. Daß aber auch die Lymphgefäße sich wesentlich beteiligen, ergibt sich vor allem aus dem Milchigwerden des Inhalts der Chylusgefäße, der Cysterna chyli und des Ductus thoracicus durch Fettverdauung, ferner in dem Nachweis resorbierter Salze u. dgl. in diesem Inhalt, am besten in demjenigen der feinen Chylusgefäße des Mesenteriums (weil in den Ductus thoracicus auch indirekt durch das die Mesenterialdrüsen durchströmende Blut solche Stoffe gelangen könnten). Die aus theoretischen Erwägungen hervorgegangene Annahme, daß alles Diffusionsfähige hauptsächlich durch die Blutgefäße, nicht diffusionsfähige Stoffe, z. B. emulgiertes Fett, nur durch die Lymphgefäße resorbiert werden, hat ihre Grundlage eingebüßt.

Die älteren Versuche über Resorption (TIEDEMANN & GMELIN u. A.) suchten meist die Substanzen im Ductus thoracicus oder nach Unterbindung desselben im Blute auf. Direkte Versuche über die Darmresorption, d. h. mit Nachweis der resorbierten Substanz in den mesenterialen Venen, resp. Chylusgefäßen, existieren nur in geringer Zahl. Salze gehen in Blut und Lymphe gleich schnell über, frühestens etwa in 5 Minuten (K. LEHMANN). 1 cm^2 Schleimhaut resorbiert in 1 min bis 16 mm^3 (RÖHMANN), d. i. auf 23 cm^2 wahre Oberfläche (s. oben) eine Schicht von 0.007 mm Dicke; da die Dicke des Epithels etwa das 5 fache der letzteren Größe ausmacht, so würden, wenn die Flüssigkeit mit gleicher Geschwindigkeit durch das Epithel ginge, hierzu 5 Minuten nötig sein (HEIDENHAIN).

Alles vom Magen und Darm Resorbierte muß zunächst das hier einfach zylindrische Epithel passieren. Im Dünndarm besitzt das Epithel nach dem Lumen zu einen stäbchenförmig gegliederten Saum: die Stäbchen sind Teile des Protoplasmas und können durch Einziehung verschwinden (HEIDENHAIN). Trotz der auch in anderen (hier nicht zu besprechenden) Beziehungen merkwürdigen Eigenschaften dieser Epithelien

ist eine aktive Beteiligung derselben beim Resorptionsvorgang bisher nicht direkt festgestellt. Bei der Fettresorption sind sie von Fetttröpfchen erfüllt. Farbstofflösungen dringen vom Darm her sowohl in die Zellen wie zwischen dieselben ein (Heidenhain & Schiffer).

Die Kräfte, welche die Aufsaugung bewirken, sind noch unbekannt. Vieles spricht dafür, daß für Wasser und echte Lösungen die Osmose eine Rolle spielt, da die Blutgefäße von einer sich beständig erneuernden relativ konzentrierten Flüssigkeit durchströmt, und diese nur durch dünne poröse Gebilde von der ganz anders zusammengesetzten Flüssigkeit im Darmlumen getrennt ist. Namentlich die Wasserresorption, welche nachweislich fast ganz (bis auf $^1/_9$—$^1/_{13}$, Heidenhain) durch die Blutgefäße erfolgt, ist leicht osmotisch zu verstehen, ebenso ihre Erschwerung durch Kälte (Rossbach). Indessen scheint selbst die Resorption von Salzen und Zuckerarten durch Osmose allein nicht völlig erklärbar. Man hat bei Resorption gemischter Lösungen aus Darmschlingen sehr ungleiche Resorptionsgeschwindigkeit der einzelnen Substanzen gefunden, welche sich aus den osmotischen Partiardrücken nicht erklären ließen, ja dem zu Erwartenden direkt entgegengesetzt waren; u. a. zeigten stereoisomere Zucker bei gleicher Konzentration ungleich schnelle Aufsaugung (Röhmann, Hédon, Nagano). Vor allem aber zeigt der lebende oder durch künstlichen Kreislauf überlebende Darm ein auffallend irreziprokes osmotisches Verhalten, insofern er diffusible Stoffe leicht aus dem Darmlumen in die Blutgefäße, aber nicht aus den Blutgefäßen in das Darmlumen treten läßt (O. Cohnheim, Reid). Da diese Eigenschaft nach dem Tode, sowie nach Schädigungen des Epithels wegfällt, ist es sehr wahrscheinlich, daß die Epithelzellen eine noch aufzuklärende aktive Rolle auch bei den einfachsten Resorptionsprozessen spielen.

Die chemischen Verdauungsvorgänge bestehen wesentlich in Umwandlungen der, wegen Unlöslichkeit oder kolloider Beschaffenheit, der Resorption nicht ohne weiteres zugängigen Nährstoffe, besonders mancher Kohlehydrate, der Eiweißstoffe und der Fette.

2. Einfache Lösungsvorgänge.

Lösliche feste Substanzen, wie Salze, Zuckerarten, werden teils durch mitgenossene Flüssigkeiten, teils durch den Speichel und Magensaft gelöst. Da der Aufenthalt im Munde meist sehr kurz ist, erfolgt die Lösung hauptsächlich im Magen. Der saure Magensaft, namentlich bei Fleischfressern, löst auch gewisse in Wasser unlösliche Salze, z. B. Kalziumphos-

phate und -Karbonate gekauter Knochen. Ueber Resorption der Lösungen s. oben.

3. Verdauung und Resorption der Kohlehydrate.

Die Stärke, namentlich die zu Kleister gequollene, wird vom Ptyalin des Speichels, hauptsächlich im Magen, unter intermediärer Dextrinbildung (S. 103) in Zucker verwandelt, und zwar hauptsächlich in Maltose. Trotz der Kürze der Kauzeit ($^1/_2$ min, S. 607) ist dieselbe genügend um schon im Munde erhebliche Mengen von Amylazeen aufzulösen (Gaudenz). Die saure Reaktion des Magensafts hindert die Zuckerbildung nicht wesentlich. Stärke, welche den Magen passiert hat, würde durch die Diastasen des Darmsaftes und namentlich des Pankreassaftes zur Zuckerbildung und Lösung gebracht werden; besonders ist dieser Vorgang bei Fleischfressern zu erwarten, deren Speichel kaum zuckerbildend wirkt. Bemerkenswert ist, daß das Ptyalin, und überhaupt alle Verdauungsenzyme, bei Körpertemperatur am schnellsten wirken.

Schwach saure Reaktion (der Magensaft wird durch Speichel und Ingesta verdünnt) ist nicht allein unschädlich, sondern sogar förderlich, stärker saure (über 0,07 pCt. Salzsäure, Ewald & Boas) dagegen hindernd; der Peptongehalt befördert die Zuckerbildung (Ellenberger & Hofmeister, Nylén, Chittenden & Ely). Ueber zuckerbildende Wirkung der Kardiadrüsen s. S. 565. Die diastatische Wirkung des Pankreassaftes wird durch Säuren und Alkalien beeinträchtigt, durch Galle gefördert (Rachford).

Von anderen unlöslichen oder kolloiden Kohlehydraten wird (arabisches) Gummi anscheinend weder verdaut noch resorbiert, dagegen erscheint von der die Hauptmasse der Pflanzenfressernahrung bildenden Zellulose ein Teil nicht in den Exkrementen wieder, sogar beim Menschen (Henneberg & Stohmann, Weiske). Ob eine wirkliche Verdauung, spezieller Umwandlung in Zucker, sei es durch den Magen, sei es durch den Pankreassaft stattfindet, ist nicht sicher; jedenfalls werden erhebliche Mengen bei Wiederkäuern schon im Pansen gelöst (Hofmeister). Möglicherweise handelt es sich nur um eine gärungsartige bakterielle Zersetzung (Tappeiner), namentlich der jüngeren Zellulosegebilde, bei welcher Grubengas in großen Mengen auftreten kann. Auch von den Hippursäure bildenden Kutikularsubstanzen (S. 581) muß man eine lösende Zersetzung annehmen.

Disaccharide, namentlich Rohr- und Milchzucker, sowie Maltose werden sowohl im Magen als im Darm (durch den Darmsaft oder die Schleimhaut selbst) teilweise invertiert, zum Teil aber unverändert resorbiert (auch aus Thiry'scher Fistel des Menschen, Nagano).

Endlich findet reichlich im ganzen Digestionskanal, sogar schon im Munde, Milchsäuregärung aller Zuckerarten statt, im Darme auch Buttersäuregärung, freilich normal nur in geringem Umfange: von ihr (vgl. S. 101) rührt das Wasserstoffgas her, welches sich in den Darmgasen findet. Dagegen kommt Alkoholgärung normal nicht vor, selbst wenn Hefe verschluckt wird, deren Wirkung der Magensaft verhindert.

Der Hauptmasse nach werden jedoch die genossenen und die durch die Verdauung gebildeten Zucker als solche resorbiert, weil die Resorption so schnell erfolgt, daß nur kleine Anteile invertiert oder vergoren werden können.

4. Verdauung und Resorption der Eiweißstoffe, Albuminoide und Proteide.

Wahrscheinlich ist kein Eiweißstoff oder Proteid unmittelbar resorbierbar (s. S. 104). Die Enzyme des Verdauungsapparates lösen dagegen unlösliche Eiweißstoffe auf, und machen kolloide diffusionsfähig.

Die auflösende Wirkung ist am auffallendsten beim Magensaft. Bedingungen sind Pepsingehalt und saure Reaktion. Die Wirkung findet sehr langsam auch in der Kälte statt, wird aber durch Wärme sehr beschleunigt. Die Temperaturgrenzen sind für den Kaltblüter 0—40° (Optimum beim Hecht 20°), für Warmblüter 10—60° (Optimum bei 35 bis 50°). Ueber 60° wird das Enzym zerstört, trocken verträgt es über 100°.

Geronnene oder unlösliche Eiweißkörper (Fibrin, gekochtes Albumin, koaguliertes Kasein, Muskelfasern) werden zuerst einfach aufgelöst: die Lösung ist durch Hitze und Mineralsäuren koagulierbar. Etwas später (ebenso bei gelöst eingeführten Eiweißkörpern) ist letzteres nicht mehr der Fall, dagegen entsteht ein Niederschlag durch Neutralisieren der sauren Lösung; letztere verhält sich also, als wenn sie Azidalbumin (Syntonin, S. 107) enthielte. Hierauf tritt ein Stadium auf, in welchem nur noch durch Aussalzen (S. 104) und durch Alkohol Fällungen auftreten, die Lösung enthält Albumosen. Schließlich fehlen auch diese Fällungen, von den Eiweißeigenschaften ist nur noch die Biuretreaktion übrig, das Eiweiß ist in Pepton verwandelt. Wieweit der Aufenthalt im Magen für diese sukzessiven Umwandlungen reicht, ist nicht entschieden. Je lockerer die eingeführten festen Eiweißstoffe sind, um so schneller vollziehen sich die ersten Stadien und die Verdauung überhaupt, am schnellsten bei Fibrin und Fleisch.

Die Menge des Pepsins ist ohne Einfluß auf die Eiweißmenge, welche

verdaut werden kann; dagegen erfolgt bis zu einer gewissen Grenze die Verdauung um so schneller, je größer der Pepsingehalt. Das Pepsin geht also keine Verbindung ein, sondern wirkt nur durch seine Gegenwart. Durch Zusatz von Phenol, arseniger Säure und anderen fermentvernichtenden Stoffen wird die Verdauung nicht verhindert. Dies Alles gilt auch für die übrigen Verdauungsenzyme.

Statt des natürlichen Magensaftes benutzt man zu Verdauungsversuchen häufig einen künstlichen, welchen man aus getrockneter Magenschleimhaut (die das Pepsin vorrätig enthält, vgl. S. 567) und 0,2-prozentiger Salzsäure herstellt: man kann Eiweißwürfel, Fibrinflocken u. dgl. gleich mit hineingeben (künstliche Verdauung).

Die Salzsäure kann durch andere Säuren ersetzt werden, jedoch bedarf es dann höherer Konzentration oder längerer Zeit. Salzsäure wirkt auf Fibrin am günstigsten bei 0,86—0,80 p. mille (Brücke). Der Magensaft des Hundes, welcher 0,5—0,6 pCt. Salzsäure enthält, wirkt am schnellsten bei einer geringeren Konzentration (0,3 bis 0,4 pCt.), d. h. bei derjenigen, welche infolge der Verdünnung durch Speichel und Getränk wirklich im Magen herrscht (Pawlow). Salzsäure für sich wirkt nur aufquellend, besonders bei Fibrin, und die Quellung ist für die Fibrinverdauung wesentlich, da keine Lösung eintritt, wenn die Quellung durch Einschnürung mit Fäden verhindert wird (Brücke).

Die Fortschritte der Pepsinwirkung werden durch sog. Pepsinproben festgestellt, z. B. durch Vergleichung der festen Rückstände vor- und nachher (Bidder & Schmidt), durch Bestimmung der durch ein Filter, welches das Verdauungsgemisch enthält, abtropfenden Lösungsmengen (Grünhagen), durch Tinktion des Eiweißstoffes und Beobachtung des Farbstoffübergangs in die Lösung (Grützner). Genauer ist die Mett'sche Methode: Enge Röhrchen, in welchen Eiweiß koaguliert ist, werden in Stücke zerschnitten, und diese in die Verdauungsflüssigkeit eingelegt, wobei der Eiweißzylinder durch die Lösung kürzer wird: die Verkürzung läßt einen Schluß auf den Pepsingehalt zu: derselbe ist bei gleichen Einwirkungszeiten proportional der Quadratwurzel aus der Konzentration des Pepsins (Schütz, Borissow). Fett verlangsamt die Eiweißverdauung im Magen (Wirschubskj), durch Hemmung der Sekretion (S. 566).

Wie die Eiweißkörper werden auch die Proteide im Magen verdaut, wobei die Nukleoproteide unlösliche nukleinhaltige Rückstände hinterlassen. Kasein wird zunächst durch das Labferment koaguliert, wobei es die Milchfette mechanisch einschließt, dann aber ebenfalls verdaut. Den Nutzen dieser Koagulation vermutet man darin, daß die Milch durch die Gerinnung verhindert wird, schnell den Magen zu verlassen (S. 612).

Im Pylorusteil des Magens und ebenso im Duodenum kommt der saure Speisebrei mit säurefreien oder alkalischen pepsinhaltigen Sekreten in Berührung. Diese Tatsache ist vorläufig unverständlich, da die im Duodenum sich beimischende Galle anscheinend jede weitere Pepsinverdauung verhindert. Sie gibt nämlich mit pepton- oder eiweißhal-

tigem Magensaft aus noch nicht ganz aufgeklärten Gründen eine Fällung (BERNARD), welche Eiweiß und Gallenbestandteile enthält und das Pepsin mit niederreißt; auch verhindert sie die für die Pepsinwirkung nötige Quellung (BRÜCKE, HAMMARSTEN).

Die Beobachtung der Darmverdauung geschieht, abgesehen von Versuchen mit den Darmsekreten und Extrakten (S. 571), also durch künstliche Darmverdauung, hauptsächlich durch Benutzung von Darmfisteln am Menschen (liegt die Fistel im Bereich des Dickdarms, so nennt man sie widernatürlichen After), aus welchen man Darminhalt entnehmen und in die man zu verdauende Körper in Tüllsäckchen einführen und wieder herausziehen kann; liegt die Fistel weit unten, so kann man sie zur Injektion von Substanzen benutzen, deren Veränderungen am Kot untersucht werden. Die neuere Chirurgie gibt sogar zur Anlegung THIRY'scher Fisteln Anlaß, welche zu Studien benutzt worden sind (S. 621).

Der durch die Galle gelb gefärbte Speisebrei (Chymus) kommt weiterhin mit durchweg alkalischen Sekreten zusammen, so daß die Reaktion neutral, und etwa von der Mitte des Dünndarms ab alkalisch ist. Die nächste hervorragende verdauende Einwirkung auf die aus dem Magen kommenden Eiweißprodukte ist die des Trypsins.

Das Trypsin verdaut von unlöslichen Eiweißkörpern hauptsächlich Fibrin, und zwar bei alkalischer Reaktion (Pankreassubstanz wird hierzu mit verdünnten Sodalösungen, am besten 0,3—0,4 pCt., verwendet). Die Verdauungsstadien sind denjenigen der Pepsinverdauung sehr analog: zuerst einfache Lösung, dann Bildung von Alkalialbuminat, hierauf von Albumosen und zuletzt von Peptonen. Hierauf folgt aber eine tiefere Spaltung, wobei namentlich Aminosäuren, Leuzin und Tyrosin auftreten (KÜHNE), ferner Asparaginsäure und Glutaminsäure (RADZIEJEWSKI & SALKOWSKI, v. KNIERIEM), Xanthin und Hypoxanthin (SALOMON), Zystin (KÜLZ) und Ammoniak (HIRSCHLER). Sehr leicht mischt sich Fäulnis ein (s. unten), welche aber durch Zusatz von antiseptischen Stoffen verhindert werden kann. Auch die Magenpeptone unterliegen dieser Spaltung. Nukleoproteide werden wie Eiweißstoffe verdaut. Kasein wird durch ein Labenzym des Pankreas, wie im Magen, zuerst koaguliert und dann weiter verdaut.

In der Pankreasdrüse ist das Trypsin nur als Zymogen vorrätig, der Saft enthält neben Zymogen bei Fleischkost auch fertiges Trypsin (PAWLOW). Das Zymogen wird aber durch die Enterokinase des Darmsaftes (S. 571) aktiviert, deren Bildung der Pankreassaft selbst einleitet (S. 572); auch das Sekret der BRUNNER'schen Drüsen aktiviert die Pankreasenzyme (PONOMAREFF). Endlich befördert die Galle die Trypsinverdauung, jedoch in noch nicht übersehbarer Weise (BRUNO; ZUNTZ & USSOW).

Der Darmsaft hat keine direkt eiweißverdauende Wirkung (Nagano; Hamburger & Hekma), ebensowenig Extrakte der Darmschleimhaut. Dagegen enthalten letztere und auch der Darmsaft ein Enzym, das Erepsin (O. Cohnheim), welches Albumosen und Peptone nach Art des Trypsins weiter spaltet.

Auch in Pflanzen werden hie und da eiweißverdauende Enzyme gebildet, so in der Carica papaya das dem Trypsin nahestehende Papayotin, ferner in dem sauren Sekret der insektenfressenden Pflanzen (Drosera u. a.) ein pepsinartiger Stoff.

Der Darm enthält stets Bakterien, welche eine weitgehende faulige Zersetzung der Eiweißstoffe und ihrer Verdauungsprodukte bewirken. Die Hauptprodukte derselben sind Indol (Kühne), Skatol (Nencki & Brieger), Tryptophan (Hopkins & Cole, vgl. S. 94 und 581), Phenol (Baumann), flüchtige Fettsäuren, und verschiedene Gase, darunter Stickstoff. Diese Fäulnisprodukte werden zum Teil resorbiert; über ihre Ausscheidung s. S. 577 f.; der Rest geht in den Kot über.

Nach neueren Angaben geht auch die Pepsinwirkung weiter als bis zur bloßen Peptonbildung, insofern Stoffe, welche zwischen Peptonen und Aminosäuren stehen und die Biuretprobe nicht geben, schon im Magen abgespalten werden (Zunz, Pfaundler). Ferner gibt Extraktion der Pylorusschleimhaut mit Alkalien ein neben dem Pepsin vorhandenes Enzym, das Pseudopepsin (Glässner), welches nicht allein Eiweiß bei alkalischer und saurer Reaktion verdaut, sondern auch Tryptophan abspaltet.

Der Abbau des Eiweißkomplexes durch die Verdauung und namentlich durch die Darmfäulnis läßt sich vermöge der S. 105 angeführten, den einzelnen Komponenten zugehörigen Reaktionen näher verfolgen; zu ihnen kommt noch die schon von Tiedemann & Gmelin an zersetzter Pankreassubstanz beobachtete sog. Tryptophanreaktion, eine Violettfärbung mit Chlor- oder Bromwasser, welche im Laufe der Trypsinwirkung auftritt. Diese Reaktionen sind schon bei den Albumosen verschieden (vgl. S. 107), ein Beweis, daß schon in diesem Stadium die Komponenten des Albumins sich von einander teilweise trennen. Insbesondere trennen sich die die Biuretreaktion gebenden Komplexe als sog. Antipepton von dem sich in Aminosäuren spaltenden Hemipepton. Genaueres kann hier nicht angegeben werden. Aehnlich der Darmfäulnis ist auch die Eiweißzersetzung in manchen Käsen, sowie beim Schmelzen mit Kali, wobei fäkaler Geruch entsteht (Liebig).

Auch auf osmotischem Wege läßt sich die Eiweißspaltung verfolgen (Oker-Blom): Bei der Trypsinverdauung wird sowohl die Gefrierpunktserniedrigung (**29**) als das elektrische Leitvermögen (**115**) größer, weil lösliche Stoffe entstehen, welche zugleich Elektrolyte sind; die erstere nimmt schneller zu als das Leitvermögen, weil die ersten Produkte Nicht-Elektrolyte sind. Bei der Pepsinverdauung nimmt die Leitfähigkeit nicht zu, sondern ab, anscheinend weil Salzsäure von den Produkten gebunden wird. — Ueber die Abnahme des Molekulargewichts bei der Eiweißspaltung vgl. S. 107.

Leim und Kollagen werden sowohl durch Pepsin wie durch Trypsin verdaut, d. h. aufgelöst und die Lösung durch Bildung eines Leimpeptons zum Gelatinieren unfähig gemacht. Die Trypsinverdauung liefert

auch hier Aminosäuren, besonders Leuzin und Glykokoll, dagegen kein Tyrosin, Tryptophan und Zystin (vgl. S. 108). Auch Elastin wird, wenn auch schwierig, gelöst, unter Bildung einer Albumose und eines Peptons (Etzinger, Horbaczewski), ebenso teilweise Muzin. Keratin bleibt unverändert.

Die Resorption der Verdauungsprodukte der Eiweißstoffe bietet noch viele Dunkelheiten. Obwohl die Resorption kleiner Menge kolloider Lösungen, z. B. kolloidaler Kieselsäure, beobachtet ist (Friedenthal), ist doch nicht absolut sicher bewiesen, daß unverändertes Eiweiß, sei es durch die Blut-, sei es durch die Lymphgefäße aufgenommen werde, was freilich hie und da behauptet wird. Vielmehr nimmt man meist an, daß die Eiweißstoffe und Albuminoide als Peptone resorbiert werden, welche die hierzu nötige Diffusionsfähigkeit besitzen, und in der Darmwand reichlich nachweisbar sind (Hofmeister). Da man aber im Blute keine Peptone findet, so muß eine Rückverwandlung in Eiweiß angenommen werden, vielleicht in der Leber (s. unten S. 631). Neuerdings wird auch behauptet, daß schon in der Magenwand eine solche Rückverwandlung stattfindet, wenigstens aus den Albumosen, durch besondere Enzyme, welche man im Gegensatz zu den „proteolytischen“ (Pepsin, Trypsin, Erepsin) als „proteosynthetische“ bezeichnet (Glässner). Die Darmwand scheint umgekehrt die Eiweißspaltung nur fortzusetzen, vermöge ihres Erepsingehaltes; Viele nehmen aber an, daß auch aus den elementareren Spaltungsprodukten der Tierkörper Eiweiß regenerieren kann. Von Einigen wird angegeben, daß das retikuläre Gewebe der Darmwand, dessen Leukozyten sich bei der Verdauung stark vermehren (Hofmeister), bei der Regeneration von Eiweiß aus Peptonen wesentlich beteiligt sei.

5. Verdauung und Resorption der Fette.

Bei einem während der Verdauung fetthaltiger Nahrung getöteten Tiere findet man die Lymphgefäße des Mesenteriums, gewöhnlich Chylusgefäße genannt, milchweiß injiziert, ebenso auch den Darm milchig gefärbt. Der Inhalt der Chylusgefäße (Chylus) enthält Fett in einer staubartig feinen Emulsion.

Die Emulgierung der Fette erfolgt durch ein Enzym des Pankreassaftes (Bernard), welches neuerdings meist als Steapsin bezeichnet wird. An Fetten, deren Fettsäure in freiem Zustande löslich ist und sauer reagiert, z. B. Butterfetten (vgl. S. 595), zeigt sich ferner bei Einwirkung des Pankreassaftes saure Reaktion und der Geruch der

freien Fettsäuren; die Glyzeride werden also teilweise hydrolytisch gespalten, und zwar in solcher Menge, daß das Alkali des Pankreassaftes übersättigt wird (Bernard). Ebenso werden auch andere Ester gespalten (Nencki). Die Wirkung auf Fette wird durch Galle sehr gefördert (Knauthe; Zuntz & Ussow), anscheinend durch Aktivierung eines Steapsinzymogens (Pawlow).

Die mechanische Wirkung (Emulgierung) kann man kaum anders als durch die chemische erklären. In der Tat sieht man bei chemischem Angriff wässriger Lösungen auf Oele (am besten wird ein Tropfen etwas ranzigen Oeles auf verdünnte Sodalösung gebracht, Gad) das Oel von der Oberfläche her sich zu einer Emulsion zerklüften, wobei die Verminderung der Oberflächenspannung eine Rolle zu spielen scheint. (Ueber dabei auftretende Bewegungen s. S. 124.)

Neuerdings wird angegeben (Cash, Ogata, Volhard), daß auch der Magensaft ein fettspaltendes Enzym enthält, das in der Schleimhaut, besonders im Fundus, als Zymogen vorrätig ist; jedoch muß das Fett schon emulgiert sein. Die Darmschleimhaut enthält kein fettspaltendes Enzym (Krüger), ebensowenig der Darmsaft (Nagano; Hamburger & Hekma).

Die Emulgierung der Fette wurde meist als Mittel zur Resorption betrachtet, und die Spaltung eines Teiles nur als Mittel zur Emulgierung des Restes. Man nahm also an, daß die Hauptmasse des Fettes in fein verteiltem Zustande das Epithel und das Bindegewebe des Darms und seiner Zotten durchdringt und so in den zentralen Lymphraum der Zotte und in die Lymphkapillaren der Darmwand gelangt. Dies Eindringen sollte durch die seifenartige Beschaffenheit der Galle befördert werden (v. Wistinghausen). Aber durch welche Kräfte es bewirkt wird, blieb unaufgeklärt. Den glatten Muskelfasern der Zotte (Brücke) wurde von Einigen eine ansaugend wirkende Erweiterung des zentralen Lymphraums zugeschrieben (Graf Spee, Heidenhain). Eine gewisse Rolle wurde auch der Kutikula der Zylinderzellen des Epithels beigemessen, welche aus Stäbchen zusammengesetzt erscheint, die an Flimmerzilien erinnern; aktive Bewegungen derselben oder der Zellen selbst wurden vereinzelt angegeben (Heidenhain, Thanhoffer, Wiedersheim). Andere meinten, daß Leukozyten, welche die Emulsion in sich aufnehmen und in die Darmwand einwandern, die Fettpartikel in diese einführen.

Gegen diese Auffassung sind allmählich Bedenken zur Geltung gelangt. Erstens geht ein Teil des Fettes in die Blutgefäße über, denn das Pfortaderblut ist während der Verdauung auffallend fettreich. Ferner ist die Fettemulsion im Zottengewebe noch tropfenförmig, in den Lymphgefäßen dagegen staubartig fein. Endlich wird das den Fetten mechanisch

ähnliche Paraffin auch in feinster Emulsion nicht resorbiert (Henriques & Hansen). Neuerdings wird daher vielfach angenommen, daß alles resorbierte Fett zunächst gespalten, in diesem Zustande resorbiert, und in der Darmwand wieder synthetisch regeneriert wird (Moore, Pflüger u. A.). Vor allem spricht für eine synthetische Funktion der Darmwand, daß auch verseift eingeführte Fette im Chylus als Glyzeride erscheinen (J. Munk u. A.); ferner konnte von den Aethylestern der Fettsäuren eine vollständige Spaltung mit nachfolgender Regeneration in der Darmwand festgestellt werden (O. Frank). Der Einwand, daß künstlich gefärbte Fette gefärbt im Chylus erscheinen (Hofbauer), erscheint nicht entscheidend, weil der Farbstoff von der mitresorbierten Galle gelöst und an das regenerierte Fett wieder abgegeben werden kann (Pflüger).

Die Galle hat nachgewiesenermaßen eine innige Beziehung zur Fettresorption. Die letztere wird sehr mangelhaft und der Kot daher fettreich, wenn die Galle durch eine Fistel entleert und das Tier am Auflecken derselben gehindert wird (Bidder & Schmidt, Röhmann). Auch zeigt sich am Gesamtstoffwechsel die eiweißsparende Wirkung des Nahrungsfettes (Kap. XII) sehr vermindert, wenn die Galle vom Darme ferngehalten wird (Landauer u. A.). Die Rolle der Galle beruht, abgesehen von der schon erwähnten Aktivierung des Steapsins, hauptsächlich auf ihrem hohen Lösungsvermögen für Fettsäuren, durch welche sie dieselben resorbierbar macht (Moore, Pflüger).

6. Andere Umsetzungen im Darmkanal.

Der Magensaft hat, wahrscheinlich vermöge seines Säuregehaltes, eine stark antiseptische und überhaupt antifermentative Wirkung. Da bei Ausschaltung des Magens die Verdauung noch von statten geht (Ogata), so sehen Manche sogar die Bedeutung des Magens wesentlich in der Verhinderung von Fäulnis und Infektionen.

Die Bedeutung der Darmfäulnis (welche im bakterienfreien Darme des Fötus fehlt, umgekehrt in dem langen Darm der Pflanzenfresser, sowie bei Darmverschlüssen, besonders ausgiebig ist) ist vorläufig unverständlich. Bei Fernhaltung der Galle nimmt der Kot einen besonders fötiden Geruch an, woraus man geschlossen hat, daß die Galle fäulniswidrig wirke. Indessen tritt die angeführte Wirkung nur bei fetthaltiger Nahrung ein, scheint also darauf zu beruhen, daß das durch den Gallenmangel weniger zur Resorption gelangende Fett die Verdauung der Eiweißstoffe erschwert, und dadurch ihrer Fäulnis Vorschub leistet (Röhmann, Voit).

Im Darme wird die Galle mannigfach verändert: das Bilirubin wird in andere, den Kot färbende Pigmente verwandelt (vgl. jedoch S. 630), die gepaarten Gallensäuren gespalten, und die Cholalsäure in ihr Anhydrid Dyslysin verwandelt, welches ebenfalls in den Kot übergeht. Ein Teil der Gallenstoffe wird resorbiert. Ferner werden die Alkalisalze der Pflanzensäuren zum Teil oder ganz in Karbonate verwandelt (Magawly). Ein Teil der Fettsäuren gespaltener Fette oxydiert sich zu flüchtigen Fettsäuren (Buttersäure bis Ameisensäure), welche sich im Kote vorfinden. Der Darmsaft, welchem eigentliche Verdauungswirkungen kaum (bei manchen Tieren gar nicht, K. Lehmann, Frick, Glinsky) innewohnen, ist, außer den schon angeführten aktivierenden Eigenschaften, hauptsächlich durch seinen Alkaligehalt und sein Wasser für die Resorption von Bedeutung (Nagano). Das Sekret des Dickdarms ist ohne verdauende Wirkungen (Klug & Korek).

Ganz unbekannt sind die Vorgänge im Blinddarm und Wurmfortsatz. Im Kolon findet anscheinend nur Eindickung des Darminhalts durch fortschreitende Resorption statt.

7. Verhinderung der Selbstverdauung.

Die auffallende Tatsache, daß die Magen- und Darmwand, obwohl sie stets mit kräftig wirkenden Verdauungssäften in Berührung ist, nicht angegriffen wird, hat man in verschiedener Weise zu erklären versucht. Beachtenswert ist, daß in der Leiche, wenn sie sich nicht zu schnell abkühlt, und wirksamer Magensaft vorhanden ist, Verdauung der Magenwand und ihrer Umgebung stattfinden kann (sog. Gastromalazie, früher als Krankheitsform angesehen), und auch der Darmwand (Kutscher & Seemann). Meist hat man angenommen, daß das Epithel wegen der Unverdaulichkeit des Keratins (S. 626) unangreifbar ist und das unterliegende Gewebe schützt. Andere herangezogene Momente sind: die alkalische Reaktion des zirkulierenden Blutes, welche aber nur die Pepsinwirkung verhindern könnte; ferner ein spezifischer Widerstand des lebenden Protoplasmas; endlich, was eine Art Spezialisierung der letzteren Hypothese darstellt, die Bildung von spezifischen Antienzymen (Antipepsin, Antitrypsin) in der Magen- und Darmwand.

Für die Schutzwirkung des Epithels wird angeführt, daß erodierte Stellen der Magenschleimhaut der Verdauung unterliegen und zur Bildung des sog. runden Magengeschwürs Anlaß geben. Gegen diese Auffassung spricht, daß das Bein eines lebenden Frosches in Magensaft verdaut wird (Frenzel). Dies würde auch gegen die Schutzwirkung des Kreislaufs sprechen, wenn nicht das Froschbein ziemlich blutarm wäre. Für die schützende Wirkung des Kreislaufs werden Versuche beigebracht, in welchen

bei Warmblütern die blutdurchströmte Milz in den Magen invaginiert wurde, ohne verdaut zu werden. Die Antienzyme (Danilewski u. A.) sind namentlich aus Eingeweidewürmern, welche bekanntlich den Verdauungssäften standhalten, dann auch aus der Darmschleimhaut isoliert worden (Weinland).

8. Die Exkremente und die Darmgase.

Der durch die Resorption eingedickte Darminhalt bildet in der Flexura sigmoidea die Exkremente (Kot, Faeces). Dieselben enthalten neben Wasser und Salzen: 1. unverdauliche, oder wegen zu großer Menge nicht verdaute Nahrungsreste, z. B. Zellulosegebilde, Muskelfasern, elastische Fasern, Hornsubstanzen (Mundepithel, bei Tieren häufig Haare), Stärkekörner, Fetttropfen; 2. nicht resorbierte Reste der Verdauungssäfte, namentlich Schleim, Dyslysin, Gallenfarbstoffe, welche den Kot braun oder grünlich färben, Cholesterin (nach v. Bondzynski Koprosterin, $C_{25}H_{44}O$; auch das Exkretin von Marcet scheint dem Cholesterin nahe zu stehen); 3. Produkte der Darmfäulnis, besonders Indol, Skatol (die wesentlich den Kotgeruch bedingenden Substanzen), Purinkörper, flüchtige Fettsäuren; 4. zahlreiche Bakterienarten (Nothnagel). Die Reaktion ist meist neutral oder alkalisch, innen oft sauer, bei Säuglingen durchweg sauer.

Die Menge in 24 Stunden beträgt im Mittel 130 g.

Ob die Kotfarbe wesentlich von Gallenfarbstoffen herrührt, wird neuerdings bezweifelt. Die graue Kotfarbe bei Ikterus kann von reichem Fettgehalt herrühren. Die grüne Färbung nach Einnehmen von Kalomel soll davon herrühren, daß infolge von Einschränkung der Darmfäulnis unzersetzter Gallenfarbstoff als Biliverdin ausgeschieden wird.

Nach neueren Beobachtungen (Hermann mit Blitstein, Ehrenthal und Berenstein; Voit, Klecki u. A.) kann auch der Darm für sich Exkremente bilden. Ein ringförmig in sich vereinigtes, aus der Darmkontinuität herausgetrenntes Darmstück füllt sich mit einer kotartigen Masse. Ferner bilden hungernde Tiere auch dann Kot, wenn die Galle ferngehalten wird. Der Ursprung dieser Kotbildung scheint in reichlicher Epithelabstoßung zu liegen; die Epithelien werden durch die Bakterien zerstört. Bei Anus praeternaturalis zeigt das untere Darmstück einen aus Epithelien bestehenden dicken Belag. Die hieraus hervorgehende reichliche Produktion von Epithelien scheint hauptsächlich von den Lieberkühn'schen Drüsen auszugehen, deren Zellen Kernteilungen zeigen (Heidenhain). Jedenfalls liefert auch normal der Darm einen wesentlichen Beitrag zu den Exkrementen, welcher vielleicht das zusammenhaltende Konstituens bildet.

Die Exkremente des Fötus, welche gleich nach der Geburt entleert werden, heißen Mekonium oder Kindspech. Sie sind grünlichschwarz, ohne fäkalen Geruch, sauer, und enthalten wesentlich Gallenbestandteile und Epitheldetritus, keine Fäulnisprodukte (vgl. S. 628).

Die Darmgase bestehen am Ende des Dickdarms aus Stickstoff,

Kohlensäure (S. 536), Wasserstoff (jedenfalls durch Buttersäuregährung), Grubengas (S. 621) und Spuren von Schwefelwasserstoff.

III. Die Assimilation der Verdauungsprodukte.

1. Allgemeines.

Wie schon 1868 erkannt wurde, ist der allgemeine Charakter der chemischen Verdauungsprozesse die hydrolytische Spaltung, so daß sie sich durch Kochen der Nahrung mit Mineralsäuren ersetzen lassen würden. Durch die Spaltung werden die Moleküle verkleinert und ihre Zahl vermehrt, wodurch Unlösliches löslich, Kolloides diffusibel gemacht, der osmotische Druck gesteigert, also im ganzen die Resorption ermöglicht oder befördert wird.

Da aber die digestiven Spaltungsprodukte (z. B. Zucker, hochmolekuläre Fettsäuren, Glyzerin, Peptone, Leuzin, Tyrosin), vor allem die Peptone, sich weder im Blute (Lehmann, Hoppe-Seyler, de Bary) noch im Harn finden (Fede), und eine Zerstörung durch Verbrennung unmöglich angenommen werden kann, weil sonst nicht verständlich wäre, wie der Bedarf der Gewebe an Eiweiß, Fetten etc. gedeckt werden sollte, muß man schließen, daß eine synthetische Regenerierung der Verdauungsprodukte zu Nährstoffen der Gewebe in großem Umfange stattfindet, und dieser Vorgang wird als Assimilation bezeichnet. Diese Synthesen brauchen nicht über das Niveau der Zusammenlegung von Molekülen unter Wasseraustritt hinauszugehen, sind also von den pflanzlichen wesentlich verschieden.

Die Spaltung erfolgt vielleicht nicht ausschließlich im Interesse der Resorption, sondern sie liefert auch ein geeigneteres Material für die assimilatorischen Synthesen; etwa wie zum Drucken eines Buches der Satz schon gedruckter Bücher nicht verwendbar wäre, wenn er nur in Wörter, statt in die einzelnen Buchstaben, zerlegt ist (Hermann).

Die Tatsache, daß alle aus dem Digestionsapparat von den Blutgefäßen resorbierten Stoffe zunächst durch die Pfortader der Leber zugeführt werden, deutet auf die Möglichkeit, daß diese neben der Gallensekretion, welche anscheinend für ein so mächtiges Organ nicht die einzige Funktion darstellt, noch assimilatorische Bedeutung besitzt. Freilich ist neuerdings für einige Nährstoffe Regeneration in der Darmwand selbst nachgewiesen (S. 626, 628); aber selbst wenn diese als sehr ausgiebig angenommen wird, muß es doch noch andere Assimilationsstätten geben. Denn Peptone verschwinden auch dann, wenn sie direkt in die Gefäße injiziert werden, und zwar ohne daß etwa eine Vermehrung

des Bluteiweißes nachzuweisen ist (Schmidt-Mülheim, Hofmeister). Freilich kann so injiziertes Pepton teilweise im Harn erscheinen, ja bei großen Mengen sich in den Nieren anhäufen, vielleicht aber nur deswegen, weil es größtenteils nicht direkt in die Leber gelangt. Immerhin ist ein direkter Beweis für eine Eiweißbildung in der Leber noch nicht erbracht. Ein unzweifelhafter Assimilationsvorgang in der Leber ist aber die unten zu behandelnde Glykogenbildung aus Zucker. Von anderen synthetischen Prozessen in der Leber ist die Bildung von Harnstoff und Harnsäure aus Ammoniak (S. 583f.) anzuführen.

Außerdem ist nachgewiesen, daß die Leber die Eigenschaft hat, zahlreiche aus dem Darm resorbierte Substanzen in sich abzulagern, z. B. Metalle, besonders aber Körper von hohem Molekulargewicht, wie Alkaloide. Letztere können dadurch an ihrer schädlichen Allgemeinwirkung verhindert werden, so daß die Leber neben der Niere (S. 590 f.) eine entgiftende Bedeutung hat (vgl. auch S. 584). Wird das Pfortaderblut durch eine Eck'sche Fistel (S. 574) unter Umgehung der Leber direkt in die Cava inf. geleitet, so fällt diese Schutzwirkung fort; nicht allein verschluckte Alkaloide wirken giftiger (Kotliar), sondern auch die Verdauungsprodukte selbst (de Filippi).

Für die Existenz assimilatorischer Vorgänge sei hier noch eine Anzahl Erfahrungen über Ernährung durch digestive Spaltungsprodukte angeführt. Man kann ein Tier längere Zeit ohne Eiweiß am Leben erhalten durch Zufuhr von Tyrosin neben Leim (Hermann & Escher), Peptonen (Plósz, Maly), pankreatischen Spaltungsprodukten (Loewi). Ferner ist nachgewiesen, daß Asparagin einen eiweißsparenden Effekt hat (Weiske, Zuntz, Baldi u. A.).

Außer der bis jetzt besprochenen Assimilation von Nährstoffen gibt es zweifellos noch mannigfache analoge Prozesse höherer Ordnung, indem jedes Gewebe, offenbar vermöge seiner Zellen, sich die spezifischen, meist ungemein verwickelt gebauten Bestandteile synthetisch darstellt, welche es enthält und zu seinen Funktionen braucht vor allem die wirksamen Bestandteile der kontraktilen Substanzen und des Nervensystems. Keine einzige dieser Substanzen wird fertig zugeführt oder könnte, wenn es geschähe, im Verdauungsapparat unzersetzt bleiben. Zu den offenbar erst im Körper synthetisch entstehenden Substanzen gehört auch das Hämoglobin.

2. Die Beziehung der Leber zu den Kohlehydraten.

a. Der Zucker- und Glykogengehalt der Leber und anderer Gewebe.

Die Leber gesunder Tiere gibt an Wasser Traubenzucker ab (Bernard). Beim Liegen ausgeschnittener Lebern nimmt deren Zuckergehalt beständig zu, die Leber enthält also eine zuckerbildende Substanz.

Diese, das Glykogen, läßt sich aus frischen Lebern durch Fällung des Wasserextraktes mit Alkohol isolieren (BERNARD, HENSEN); sie wandelt sich durch diastatische Enzyme leicht in Dextrin und Zucker um, und die ausgeschnittene Leber enthält selbst ein solches Enzym.

Das Glykogen ist ferner in sehr vielen anderen Geweben als regelmäßiger Bestandteil gefunden worden, so in den Muskeln (MAC-DONNEL, O. NASSE; auch bei niederen Tieren, FOSTER), vielen Drüsen, und in allen Teilen des Embryos (BERNARD).

Bei jungen Tieren sind die Gewebe ebenfalls noch reich an Glykogen. Ferner schließt sich dem embryonalen Glykogengehalt derjenige pathologischer Neubildungen (KÜHNE) und des Eiters (SALOMON) an. Zuckerbildende (glykogene) Substanzen, die dem Glykogen der Leber mehr oder weniger nahe stehen, finden sich auch im Gehirn (JAFFE), in den Muskeln (Dextrin. LIMPRICHT), in vielen Drüsen (KÜHNE, BRÜCKE), im Blut (BRÜCKE) u. s. w.

b. Herkunft und Schicksal des Glykogens.

Der Glykogengehalt der Leber ist insofern von der Nahrung abhängig, als er bei mangelhafter Ernährung und vor allem beim Hungern schwindet, während er bei jeder zureichenden Nahrung, welcher Art sie auch sei, reichlich ist (BERNARD). Weiter aber zeigte sich, daß der Kohlehydratgehalt der Nahrung die Glykogenbildung ganz besonders befördert (PAVY), und daß bei einem Tier, dessen Leber durch mehrtägiges Hungern glykogenfrei geworden ist (wie sich an einem Paralleltier zeigt), einige Zuckerinjektionen in den Magen reichlichen Glykogengehalt der Leber bewirken (HERMANN & DOCK). Durch Hungern wird die Leber bei Pflanzenfressern schneller glykogenfrei als bei Fleischfressern, bei Fröschen im Sommer schneller als im Winter.

Die glykogenfreie Leber wird, außer durch Traubenzucker und Stärke, auch durch viele andere Kohlehydrate glykogenhaltig, so durch Rohrzucker, Milchzucker, Arabinose (SALKOWSKI) und Fruchtzucker, welcher letztere, obwohl linksdrehend, rechtsdrehendes Glykogen liefert (LUCHSINGER, VOIT), dagegen nicht durch Mannit (LUCHSINGER), Inosit (KÜLZ) und Glykosamin (FABIAN).

Obwohl hiernach die assimilatorische Umwandung des Zuckers in das Anhydrid Glykogen sehr wahrscheinlich gemacht wird, ist diese einfache Auffassung lange bekämpft worden, weil auch Genuß von Glyzerin (S. WEISS, CREMER), Leim (WOROSCHILOFF), und nach Einigen auch Genuß von reinem Eiweiß die Leber glykogenhaltig, oder bei Diabetes (s. unten) den Harn zuckerhaltig macht; die ebenfalls behauptete glykogenablagernde, resp. zuckerbildende Wirkung von Fettzufuhr scheint wider-

legt (KUMAGAWA & MIURA). Man stellte daher die Theorie auf, daß alles Glykogen aus Eiweiß stamme, aber sofort oxydiert werde, wenn nicht leichter oxydierbare Substanzen, wie Glyzerin, Zucker, gleichzeitig zugeführt werden und den Sauerstoff vom Glykogen gleichsam ablenken (S. WEISS). Diese Theorie ist schon deshalb unwahrscheinlich, weil Glyzerin und Zucker nicht im Organismus leicht verbrennen, und wirklich leicht verbrennliche Substanzen (z. B. milchsaures Natron, LUCHSINGER) keinen Glykogenansatz machen. Ferner gehen Glyzerin und Zucker, wenn sie nicht in den Darm oder die Pfortader, sondern in andere Gefäße gebracht werden, in den Harn über, und der Glykogenansatz bleibt aus (LUCHSINGER, SCHÖPFFER).

Die Annahme, daß alles Glykogen aus Eiweiß stamme, ist auch dadurch widerlegt, daß bei reichem Kohlehydratgenuß mehr Glykogen gebildet werden kann, als das gleichzeitig zersetzte Körpereiweiß bestenfalls hätte liefern können (VOIT & LEHMANN).

Vom Zucker ist es also sicher, vom Glyzerin (welches bei manchen Vorgängen sich in Zucker umsetzt) höchst wahrscheinlich, daß es in der Leber in Glykogen verwandelt wird. Eiweißstoffe können allerdings wohl ebenfalls Glykogen liefern, direkt nachgewiesen ist dies aber nur von solchen, welche eine Kohlehydratgruppe enthalten (PFLÜGER, SCHÖNDORFF; BLUMENTHAL & WOHLGEMUTH), z. B. Ovalbumin (S. 106).

In den neueren Arbeiten über die vorstehende Frage ist häufig statt der Untersuchung der Leber auf Glykogengehalt die Untersuchung des Harns auf Zucker benutzt worden, nachdem man das Tier, z. B. durch Phlorizin, diabetisch gemacht hatte. Der Zuckergehalt verschwindet hier, wenn die Nahrung von Kohlehydraten und sie ersetzenden Körpern (Glyzerin, Ovalbumin) frei ist.

Bei reichlichem Genuß von Kohlehydraten zeigt sich die Assimilationsfähigkeit des Organismus nicht ausreichend; es geht Zucker in den Harn über (sog. „alimentäre Glykosurie"). Für den Hund liegt die Assimilationsgrenze bei 2—$2^1/_2$ g Traubenzucker pro Kilo Tier und Tag, bei Rohrzucker höher, bei Milchzucker niedriger (HOFMEISTER). Die Assimilationsfähigkeit ist bei stereoisomeren Zuckerarten oft sehr verschieden (HOFMEISTER, WOHLGEMUTH, P. MAYER).

Der Ursprung des Muskelglykogens (welches übrigens beim Hungern weit später schwindet, als das Leberglykogen, KÜLZ) scheint nicht ausschließlich in der Leber zu liegen: auch entleberte Frösche zeigen eine Zunahme des Glykogengehalts der Mukeln durch Zuckerinjektionen unter die Haut (KÜLZ: für Warmblüter ist der analoge Vorgang zweifelhaft, LAVES).

Da in die Gefäße injizierter Zucker, soweit er nicht durch die Leber abgefangen wird, leicht in den Harn übergeht, muß der Nutzen der Gly-

kogenbildung darin gesucht werden, daß sie den resorbierten Zucker durch Ablagerung in einer schwerlöslichen Form vor schneller Ausscheidung bewahrt. Fraglich erscheint, ob das Glykogen der Leber als solches (PAVY), oder erst nach Umwandlung in Zucker (BERNARD) dem allgemeinen Stoffwechsel zugeführt wird. Die Zuckerbildung in der Leber scheint indes dadurch festgestellt, daß bei kohlehydratfreier Kost das Lebervenenblut zuckerreicher ist, als das Pfortaderblut (BERNARD); auch spricht dafür der von der Mehrzahl der Untersucher gefundene allgemeine Zuckergehalt des Blutes (0,05—0,1 pCt.). Allerdings ist die ganz frische Leber so arm an Zucker, daß dessen Vorhandensein überhaupt von Einigen bestritten wird (PAVY u. A.); dies wäre aber begreiflich, wenn man annimmt, daß der aus Glykogen gebildete Zucker sofort vom Blute weggeführt wird. Zur Erklärung der Zuckerbildung muß man annehmen, daß die Leber beständig oder nach Bedarf ein diastatisches Enzym entwickelt, oder, falls es beständig vorhanden ist, daß die Leberzellen seine Wirkung verhindern und zulassen können.

Diastatische Fermente finden sich zwar in fast allen Geweben und im Blute (v. WITTICH, LÉPINE), doch wird ihre Präexistenz bestritten. Blut wirkt nicht auf Glykogen, wenn nicht die Blutkörper (durch Wasser, Aether etc.) bei Gegenwart des Glykogens zerstört werden, so daß wahrscheinlich die Blutkörper im Augenblick ihrer Zerstörung das Ferment entwickeln (PLÓSZ, TIEGEL). Bemerkenswert ist hierbei, daß in der Leber wahrscheinlich fortwährend Blutkörper zerstört werden.

Die Angabe, daß es außer dem Glykogen noch andere Zuckerquellen in der Leber gebe, daß namentlich Pepton sowohl bei Zufuhr zur Leber durch die Pfortader, wie auch beim Digerieren mit Lebersubstanz, den Zuckergehalt vermehre (SEEGEN & KRATSCHMER), wird bestritten.

Bemerkenswert ist, daß der normale Harn zuckerfrei oder doch zuckerärmer ist als das Blut. Dies wird von Einigen auf eine Zucker zurückhaltende Eigenschaft der Nieren zurückgeführt. Beim Phlorizindiabetes (s. unten), welcher meist aus einer Nierenveränderung erklärt wird, geht aller im Blut vorhandene Zucker in den Harn über.

c. Der Diabetes.

Während der Zuckergehalt des normalen Harns gering, ja zweifelhaft ist, gibt es eine Krankheit, bei welcher der Harn bis 4—12 pCt. Zucker enthält, und wegen zugleich stark vermehrter Harnmenge bis über 300 g Zucker in 24 Stunden ausführt, der Diabetes oder die Glykosurie.

Künstlich wird dieser Zustand auf einige Stunden erzeugt durch den Zuckerstich (Piqûre), eine mediane Verletzung am Boden des vierten Ventrikels, etwa in der Mitte zwischen Akustikus- und Vagusursprung (BERNARD); weiter nach vorn macht die Verletzung nur Polyurie ohne Zuckerausscheidung (Diabetes insipidus), weiter nach hinten Zuckerharn

ohne Polyurie. Außerdem sind diabetische Zustände beobachtet bei Reizung des zentralen Vagusendes (Bernard, Eckhard), des Depressor (Filehne, Laffont), beliebiger sensibler Nerven (Külz), nach Durchschneidung der vasomotorischen Bahnen der Leber (Schiff, Cyon & Aladoff), besonders der Splanchnici (v. Gräfe, Eckhard, übrigens nicht konstant), Exstirpation des Plexus coeliacus (Lustig), auch nach Durchschneidung der Vagi (Eckhard u. A.), der Ischiadici (Külz), bei gewissen Vergiftungen (Kurare, Amylnitrit, Morphin, Phlorizin, Nebennierenextrakt, Chromate, bei Fröschen auch Strychnin), bei Einflößung sehr verdünnter Salzlösungen in die Blutgefäße (Bock & Hofmann), endlich nach vollständiger Exstirpation des Pankreas (v. Mering & Minkowski).

Die diabetische Zuckerausscheidung ist, ähnlich wie der Glykogengehalt der Leber, sehr von der Nahrung abhängig; sie schwindet in leichteren Fällen fast vollkommen, wenn letztere von Kohlehydraten frei ist (Pavy). Der Zuckerstich (und ebenso die Kurarevergiftung) macht bei glykogenlosen Hungertieren keine Zuckerausscheidung, dagegen tritt solche auf Zuckerzufuhr ein, während der Glykogenansatz in der Leber ausbleibt (Hermann & Dock, Luchsinger). Die nächstliegende Deutung des Diabetes ist also die Annahme einer Veränderung der Leber und anderer Organe, durch welche deren Fähigkeit Zucker durch Umwandlung in Glykogen festzuhalten verloren geht, und schon vorhandenes Glykogen sich in Zucker verwandelt. Auch wenn Zucker aus Eiweiß entstehen kann, muß doch angenommen werden, daß im Diabetes das Assimilationsvermögen für Zucker aufgehoben ist.

Bei schweren Fällen von pathologischem Diabetes und beim Diabetes durch Pankreasmangel verschwindet auch bei kohlehydratfreier Nahrung die Zuckerausscheidung nicht; betreffs des Phlorizindiabetes s. S. 634, 635. Die als Ursache des Diabetes in der Mehrzahl der Fälle anzunehmende Veränderung der Leber wird vielfach auf bloße Gefäßerweiterung zurückgeführt (Bernard, Schiff), und die Zuckerstichstelle mit Bezirken des Gefäßzentrums identifiziert. Zweifelhaft ist, ob die Erweiterung auf Lähmung verengernder oder Reizung erweiternder Nerven beruht; beides scheint nach den obigen Versuchen vorzukommen. Die gleichzeitige Vermehrung der Harnmenge wird auf Erweiterung der Nierengefäße zurückgeführt, deren Eintritt von der Lage des Stiches abhängt (s. oben). Die Wirkung der Gefäßerweiterung könnte darauf beruhen, daß das Blut so rasch die Leber durchströmt, daß der Zucker nicht zur Umwandlung in Glykogen Zeit findet (Luchsinger); doch reicht diese Annahme wegen des Verschwindens vorhandenen Glykogens nicht aus, sondern es muß auch eine Fermentbildung durch die Zirkulationsänderung vermutet werden (Schiff). Für den Diabetes durch Injektion verdünnter Salzlösungen kann eine Zerstörung von Blutkörpern an der Fermentbildung beteiligt sein (vgl. S. 635); das Ferment geht hier mit in den Harn über (Plósz & Tiegel). — Gewisse Gifte, z. B. Arsenik, vernichten die Fähigkeit der

Leberzellen, Glykogen zu bilden (Salkowski); infolge dessen geht injizierter Zucker in den Harn über (W. L. Lehmann, Luchsinger). Aehnlich wirkt Unterbindung des Ductus choledochus auf die Leber (Wickham Legg, v. Wittich). Der Kurarediabetes wird meist auf Gefäßerweiterung zurückgeführt, indes tritt er auch an entleberten Fröschen ein, wie der Phlorizindiabetes (Langendorff); der Strychnindiabetes der Frösche (Schiff) ist an die Leber gebunden und beruht auf Reizung (Gürtler). — Durch Pankreasexstirpation werden nur Säugetiere diabetisch (nach Aldehoff auch Schildkröten und Frösche); die Leber ist stark verfettet; Erhaltung eines kleinen Pankreasstückes oder Implantation eines solchen verhindert den Diabetes (v. Mering & Minkowski u. A.).

Der pathologische Diabetes und der ihm sehr ähnliche durch Pankreasexstirpation ist noch mit zahlreichen anderen Stoffwechselveränderungen verbunden; z. B. enthält der Harn häufig große Mengen von β-Oxybuttersäure (Minkowski), ferner Azeton und Azetessigsäure (S. 88), wahrscheinlich nur als Zersetzungsprodukte der ersteren; endlich viel Ammoniak (Hallervorden), letzteres vermutlich durch die Säuremengen von der Harnstoffbildung zurückgehalten. Das Blut ist relativ arm an Kohlensäure, wahrscheinlich infolge verminderten Alkaligehaltes (Minkowski).

IV. Aufsaugungsvorgänge außerhalb des Verdauungsapparates.

Von Schleimhäuten bekunden die Konjunktiva und die Respirationsschleimhaut ihre Resorptionsfähigkeit namentlich durch die Vermittlung der Wirkung auf sie aufgetragener Gifte. Spezifische Vorkehrungen wie beim Darm fehlen hier, wie denn diese Resorptionen kaum physiologische Bedeutung haben. Ueber Resorption durch die Blase s. S. 590.

Auch die Haut ist nicht zur Aufsaugung bestimmt, und nur in sehr geringem Grade dazu fähig, besonders wegen der Mächtigkeit und Trockenheit der Epidermis; indes ist die Resorptionsfähigkeit für wäßrige Lösungen (Bäder) und Salbenbestandteile erwiesen. Durch Einreibung können sogar ungelöste Stoffe, z. B. die Quecksilbertröpfchen der grauen Salbe, zum Aufsaugen gebracht werden, offenbar durch mechanisches Eintreiben in tiefer liegende Spalträume (s. unten).

Umfangreichere Aufsaugungsvorgänge müssen dagegen in den serösen Höhlen und in den Spalträumen der Gewebe angenommen werden. Lösliche Substanzen, welche mit Wundflächen oder der von der Epidermis befreiten Kutis in Berührung gebracht, oder in die Pleurahöhle, Peritonealhöhle, die Spalträume des subkutanen Bindegewebes, oder in die subkutanen Lymphräume des Frosches injizirt werden, gehen schnell in den Kreislauf über, und zwar wesentlich durch die Blutgefäße. Dies wird am einfachsten dadurch bewiesen, daß man einem Gliede, welches

nur noch durch seinen Arterien- und Venenstamm mit dem übrigen Körper zusammenhängt, ein Gift, z. B. Strychnin, subkutan injiziert oder auf die Haut bringt; es tritt Vergiftung des Gesamtkörpers ein (J. Müller, Magendie). Auch die große Geschwindigkeit, mit welcher subkutan injizierte Substanzen im Harn erscheinen oder Giftwirkungen hervorbringen, kann nur durch Resorption mittels der Blutgefäße erklärt werden.

Da aber sowohl die Spalträume der Gewebe, als auch die serösen Höhlen direkt mit Lymphgefäßen kommunizieren, deren Endothel sich in sie hinein verfolgen läßt (v. Recklinghausen), so können die eingeführten Substanzen auch in den Lymphstrom gelangen, welcher sie, freilich ungleich langsamer, in das Blut überführt. Dieser Weg ist aber auch ungelösten Partikelchen, wie Fetttropfen, Lymphzellen, Farbstoffkörnern, und vor allem den alle diese Räume erfüllenden eiweißhaltigen Flüssigkeiten zugänglich, welche als Parenchymsäfte, Höhlenflüssigkeiten (S. 602), oder mit ebensoviel Recht schon als Lymphe bezeichnet werden. Der Abfluß dieser Flüssigkeiten in die Lymphgefäße ist direkt nachweisbar, besonders durch die Vermehrung des Lymphstromes nach vermehrter Bildung von Parenchymsaft, sog. Oedem (Ludwig). Die Lymphgefäße sind demnach Regulatoren des Gewebsturgors.

Unlösliche Farbstoffe (Zinnober. Indigo), welche durch Tätowieren in das subkutane Bindegewebe gelangt sind, werden durch die Lymphgefäße teilweise fortgeschleppt und in den nächstliegenden Lymphdrüsen abgelagert.

Auch für die Höhlen- und Spaltraumresorption durch die Blutgefäße ist die rein osmotische Erklärung vielleicht nicht ausreichend, da bei Fröschen nach Aufhebung des Blutkreislaufs noch eine Resorption beobachtet wird, welche jedoch nach Abtrennung der Nerven oder Zerstörung des Rückenmarks aufhört, so dass ein direkter Nerveneinfluß behauptet wird (Goltz, Lautenbach); dieser letztere bestätigt sich dadurch, daß die Hautresorption bei Fröschen durch Nervendurchschneidung verzögert wird, was freilich vielleicht nicht die Aufnahme der Substanz, sondern deren Weiterbeförderung betreffen mag (Hermann & v. Meyer). Ein direkter Nerveneinfluß würde es wahrscheinlich machen, daß zellige Apparate (Epithelien) auch hier bei der Resorption aktiv beteiligt sind. Abkühlung erschwert die Resorption (v. Kóssa).

V. Die Lymph- und Blutbildung.

1. Die Lymphe und der Chylus, und deren Bewegung.

Die Lymphe, wie man sie aus größeren Lymphgefäßen gewinnt, am reichlichsten bei passiver Bewegung oder Kneten des betr. Körperteils, ist eine farblose oder gelblichweiße Flüssigkeit, welche aus einem

farblosen Plasma und darin suspendierten Zellen, den Lymphkörpern besteht; daneben finden sich feine Fetttröpfchen und Kerne. Die Lymphkörper gleichen völlig den farblosen Blutkörpern und sind kontraktil. Die Lymphe gerinnt wie das Blut, nur langsamer; sie bildet einen Lymphkuchen und preßt ein Lymphserum aus; sie enthält also die Fibringeneratoren und bildet das Ferment (S. 473), jedoch weniger als das Blut, so daß Zusatz von Blut die Gerinnung beschleunigt. Die übrigen Bestandteile sind, außer dem Farbstoff, ganz die des Blutes, also Wasser, Salze, Albuminstoffe, Lezithin, Fette, Zucker, Harnstoff, Extraktivstoffe, ein diastatisches Ferment und Gase (fast nur Kohlensäure, Hammarsten; vgl. S. 536).

Der Chylus oder die Darmlymphe ist schwer rein zu gewinnen, weil er sich in der Cysterna chyli und im Ductus thoracicus mit Lymphe mengt. Er unterscheidet sich von der Lymphe nur durch seinen hohen Fettgehalt während der Verdauung; ein Aufsteigen des feinverteilten Fettes (S. 626) wie in der Milch findet nicht statt (v. Frey); ferner wird auch Fett von den kontraktilen Lymphkörpern in deren Protoplasma aufgenommen.

Der Ursprung des Chylus und der Lymphe ist, was die flüssigen Bestandteile betrifft, bereits angegeben. Man muß annehmen, daß die in den Spalträumen aller Gewebe und in den Saftkanälchen des Bindegewebes und Knochens enthaltene Parenchymflüssigkeit, welche aus dem Blute stammt, in beständiger, langsamer Erneuerung begriffen ist, und in die Lymphgefäße abfließt; in den Spalträumen der Darmschleimhaut mischt sich während der Verdauung die resorbierte Substanz hinzu. Die näheren Bedingungen jener Erneuerung sind noch so gut wie unbekannt.

Der Abfluß der Lymphe aus einem geöffneten Lymphgefäß wird durch Kneten des betr. Gliedes befördert (Ludwig u. A.). Außerdem wird die Lymphmenge durch jede Art von Gefäßerweiterung vermehrt, z. B. venöse Stauung (Emminghaus), Durchschneidung vasomotorischer, weit mehr noch durch Reizung dilatatorischer Nerven (Heidenhain & Rogowicz, Pekelharing, Siawcillo). Hiernach ist die Lymphe zum Teil als Transsudat aus den Blutgefäßen zu betrachten. Dies bestätigt sich auch dadurch, daß indigschwefelsaures Natron, in das Blut gebracht, die Gewebe und die Lymphe bläut. Aus Gebieten, deren Blutgefäße erweitert werden, fließt eher blaue Lymphe ab als aus anderen, sie embläuen sich auch früher (Rogowicz).

Daß aber außer den physikalischen Kräften (Filtration, Osmose)

noch andere Umstände bei der Lymphbildung mitwirken, wird durch folgende Tatsachen bewiesen (Heidenhain): 1) Die Lymphmengen (gemessen am Ductus thoracicus) gehen bei künstlicher Aenderung des Aortendrucks diesem nicht parallel, und auch beim Drucke Null dauert die Lymphbildung noch fort; bei Verschluß der Cava inferior wird der Darm (aus nicht völlig übersehbaren Gründen) anämisch, und zeigt trotzdem gesteigerte Lymphbildung. 2) Manche in die Gefäße eingeführten Stoffe, z. B. Extrakt von Krebsmuskeln, Muscheln, Blutegeln, Peptone (sog. Lymphagoga erster Ordnung), steigern die Lymphbildung ohne den Blutdruck zu beeinflussen, und werden unwirksam, wenn die Gefäßwände durch längere Zirkulationsunterbrechung geschädigt sind. 3) Auch der Uebergang leicht diffundierender Stoffe aus dem Blute in die Gewebssäfte und die Lymphe (z. B. in die Gefäße injizierten Zuckers, sog. Lymphagoga zweiter Ordnung) ist nicht durchweg physikalisch erklärbar, da, namentlich bei Ausschaltung der Nieren, der Zuckergehalt der Lymphe höher steigen kann als der des Blutes ist. Zum mindesten bei den Lymphagogen erster Ordnung wäre also die Lymphbildung als eine wahre Sekretion zu betrachten, bei welche Zellen, namentlich der Kapillarwände, eine wesentliche Rolle spielen (Heidenhain).

Hierfür ist noch anzuführen, daß lebendige Filter der Filtration zuweilen einen unerklärlichen Widerstand entgegenstellen, der mit dem Tode oder Beseitigung der Epithelzellen wegfällt (Froschlunge, Tigerstedt; Hornhaut, Leber), daß ferner Kurare die Lymphbildung steigert (Paschutin), und zwar auch ohne Gefäßerweiterung (wie auch andere Sekretionen, z. B. die Speichelsekretion), endlich daß zur Entstehung von Oedem (S. 638) bloße venöse Stauung nicht genügt, sondern Veränderungen der Zellen, z. B. durch anhaltende Kreislaufsunterbrechung (Lazarus-Barlow), nötig sind.

Nach neueren Angaben (Asher u. A.) ist die Lymphe von der Ernährungsflüssigkeit der Organe ganz verschieden. Letztere ist ein Transsudat des Blutes, dessen Erneuerung von den Zellen beeinflußt wird. Die Lymphe ist aber ein Produkt des Organs, mit dessen Tätigkeit sie zunimmt (u. a. an der Leber nachweisbar, bei welcher Gallen- und Lymphbildung parallel gehen sollen; letzteres wird bestritten), und dessen Produkte sie wegführt. Die letzteren, welche zum Teil schädlich sind, sollen in den Lymphdrüsen durch deren Zelltätigkeit in unschädliche und weiter verwendbare Bestandteile umgewandelt werden, so daß die von den Lymphdrüsen ins Blut einströmende Lymphe dem Blutplasma ähnlich ist.

Die Zellen der Lymphe und des Chylus stammen zum Teil aus demselben Spaltraumsystem, wie die Flüssigkeiten selbst, der größte Teil aber aus dem adenoiden oder retikulären Gewebe, also besonders aus den Lymphdrüsen (s. unten).

Die Bewegung der Lymphflüssigkeiten zum Blute hin geschieht unter geringem Druck (Noll), und sehr langsam, besonders wegen des

bedeutenden Widerstandes, den die Lymphdrüsen bieten müssen. Die Kräfte, welche die Bewegung unterhalten, kann man nur vermuten; wahrscheinlich sind es: 1. das einfache Nachrücken des neu gebildeten Parenchymsafts, resp. der aufgesogenen Flüssigkeiten; 2. Kontraktion der die Lymphgefäße umgebenden Körpermuskeln, die wegen der zahlreichen Klappen derselben den Inhalt, ganz wie den der Venen, nach der Mündung zu auspressen; 3. die Aspiration des Thorax, da die Mündungen der Hauptstämme, und außerdem der größte Teil des Ductus thoracicus, innerhalb der Brusthöhle liegen.

Die Wirkung der Brustaspiration wird bestritten; daß der direkt gemessene Ausfluß aus dem Duetus thoraeicus in der Exspiration größer ist, als in der Inspiration (Colin, Camus), spricht eher dafür, als dagegen.

Besondere Lymphherzen finden sieh bei manehen Fischen (Kaudalherz des Aales), Amphibien (beim Frosch 2 axilläre und 2 kokzygeale) und einigen Vögeln (Struthionen). Ihre Pulsationen sind selbständig, analog den Herzbewegungen, und werden vom Rückenmark durch erregende und Hemmungsfasern reguliert. Beim Meerschweinehen hat man an den Lymphgefäßen (Chylusgefäßen) des Mesenteriums rythmische Kontraktionen der durch die Klappen getrennten Abschnitte, mit regelmäßigem Fortschreiten nach den Stämmen hin, also einen herzartigen Mechanismus beobaehtet (Heller). Die Chylusgefäße des Mesenteriums und die Cysterna chyli werden durch Reizung der Mesenterialnerven verengert, durch Splanchnikusreizung erweitert (Bert & Laffont, Camus & Gley).

2. Die Blutbildung.

Der chemische Bestand des Blutes unterliegt durch Absonderung und Aufsaugung einem unaufhörlichen Wechsel, der aber im speziellen noch so gut wie unbekannt ist. Namentlich sind noch die Umstände unverständlich, welche trotz dieses Wechsels eine so große Konstanz der Zusammensetzung und Menge des Blutes sichern. In letzterer Beziehung kann auf den Einfluß der Wasserresorption auf die Wasserausscheidung durch Harn und Schweiß verwiesen werden.

Aber auch die Blutkörper werden ohne Zweifel fortwährend erneuert. Vor allem ist erwiesen, daß mit der Lymphe beständig große Mengen farbloser Zellen in das Blut einströmen. Andrerseits bildet die Entstehung des Gallen- und Harnfarbstoffs ein Anzeichen des Untergangs roter Blutkörper. Die erstere Tatsache erweckt die Frage nach dem Schicksal der farblosen Blutkörper, welche notwendig in entsprechender Zahl untergehen oder eine andere Gestalt annehmen müssen; die zweite fordert eine Neubildung roter Blutkörper.

Eine Zeit lang war die Ansicht verbreitet, daß die farblosen Blutkörper sich in rote verwandeln; sie stützte sich besonders auf das Vorkommen

vermeintlicher Zwischenformen, namentlich im Froschblut (v. RECKLINGHAUSEN). Obgleich diese Ansicht die einfachste Lösung der eben aufgeworfenen Fragen darstellen würde, hat sie doch viele Gegner, namentlich seitdem andere Bildungsweisen roter Blutkörper mit größerer Sicherheit konstatiert wurden. Neuerdings mehren sich jedoch wieder die Beobachtungen über das Rotwerden farbloser Elemente im zirkulierenden Blute.

Die Organe, an welche die Bildung teils farbloser, teils roter Körper geknüpft ist, sind folgende:

a. Das lymphatische Retikulum.

Im Retikulum der Lymphdrüsen, der Darmfollikel etc. sind die eingeschlossenen Zellen in beständiger Neubildung durch Teilung begriffen und wandern allmählich mit dem Lymphstrom in die Blutgefäße ein. Welche Zahl an farblosen Blutkörpern auf diesem Wege zuwächst, läßt sich bisher nicht schätzen.

Das im Körper sehr verbreitete adenoide oder retikuläre Gewebe kann als ein Bindegewebe aufgefaßt werden, dessen Gerüst auf ein Netz feiner Bälkchen reduziert, und dessen Kanalsystem zu schwammigen Hohlräumen erweitert ist. Die Hohlräume sind dicht von farblosen Rundzellen erfüllt (Lymphkörper, Leukozyten). Dies Gewebe kommt diffus vor, z. B. in den Darmzotten und der Wand des Proc. vermiformis, meist aber in kugligen Gebilden, Follikeln, welche entweder einzeln stehen (Balgdrüsen des Mundes und Rachens, Solitärfollikel des Darmes, MALPIGHI'sche Körper der Milz) oder agglomeriert sind (Tonsillen, PEYER'sche Haufen des Dünndarms, vor allem aber die Follikel der Rindensubstanz der Lymphdrüsen). Die innerste Schicht der Follikel („Keimzentrum") ist sehr engmaschig und zellreich, und zeigt durch zahlreiche Mitosen, daß hier die Brutstelle der Zellen ist, welche in die lockerer gefügte Peripherie abgeschoben und aus dieser durch den Lymphstrom langsam fortgeschwemmt werden. Am lockersten ist die Randzone, welche als Lymphsinus bezeichnet wird und durch welche hauptsächlich die Lymphe strömt.

b. Das Knochenmark.

Das rote Knochenmark enthält ein dem lymphatischen analoges Retikulum, dessen Räume nach Einigen (HOYER, RINDFLEISCH) mit den Blutgefäßen in direkter Kommunikation stehen. In demselben finden sich nicht bloß farblose, sondern auch rote Zellen, welche kernhaltig sind (NEUMANN) und sich durch Teilung vermehren (BIZZOZERO, FLEMMING). Dies ist die einzige vollkommen festgestellte Quelle roter Blutkörper, abgesehen von der Embryonalzeit (s. unten). Wie dieselben in das Blut hineingelangen, ist so lange unsicher, wie die Beziehung der Gefäße zum Retikulum noch nicht festgestellt ist. Das Knochenmark liefert also sowohl farblose wie rote Körper, und zwar auch erstere möglicherweise direkt an das Blut.

Beim Erwachsenen findet sich das rote Knochenmark nur noch in den proximalen Epiphysen der Röhren- und in spongiösen Knochen: im übrigen ist es in gelbes Mark umgewandelt (NEUMANN).

c. Die Milz.

Die Milz, ein großes, drüsiges Organ ohne Ausführungsgang, besitzt (vgl. die anatomischen Werke) in ihrer Pulpa ein von farblosen Zellen erfülltes adenoides Gewebe, in welches nach den meisten Autoren die Blutgefäße direkt einmünden, so daß notwendig der Blutstrom farblose Zellen mitnehmen muß, was sich durch den Reichtum des Milzvenenblutes an solchen (S. 471) bestätigt. Die Milzkörper vermehren sich durch Teilung (FLEMMING). Die MALPIGHI'schen Körper der Milz sind wahre Lymphfollikel, welche die Arterien begleiten (bei manchen Tieren hat statt derselben die Adventitia eine kontinuierliche adenoide Entwicklung). Außerdem sollen in der Pulpa auch kernhaltige rote Blutkörper vorkommen. Die Milz gibt also farblose und vielleicht auch rote Elemente direkt an das Blut ab, und die ersteren auch indirekt durch die Lymphgefäße. Die farblosen sollen sich teils schon in der Milz (FUNKE u. A.), teils (bei niederen Wirbeltieren, CUÉNOT) erst im Blute in rote verwandeln.

Die chemische Untersuchung ergibt in der alkalisch reagierenden, aber beim Liegen rasch sauer werdenden Pulpa die Anwesenheit zahlreicher Zersetzungsprodukte des Eiweißes und anscheinend des Hämoglobins, z. B. Harnsäure, Hypoxanthin (1 p. mille), Xanthin, Leuzin, Tyrosin, Inosit, flüchtige Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Buttersäure), Milchsäure; ferner zahlreiche Pigmente, ein eisenhaltiges Albuminat und überhaupt auffallend viele Eisenverbindungen (zuweilen sogar freies Eisenoxyd, NASSE); diese Stoffe deuten auf den Untergang roter Blutkörper in der Milz. Die sog. „blutkörperhaltigen Zellen", welche übrigens zuweilen auch im Knochenmark vorkommen, werden ebenfalls mit diesem Untergang in Verbindung gebracht, sind aber inkonstante, vielleicht pathologische Gebilde. — Nach Milzexstirpation soll die Galle weniger Farbstoff als sonst enthalten, woraus geschlossen wird, daß die Milz Vorstufen der Gallenfarbstoffe an das Pfortaderblut abgibt (PUGLIESE). Vielfache behauptete Beziehungen zur Absonderung der Verdauungssekrete (SCHIFF, HERZEN) sind noch streitig.

Exstirpation der Milz macht keine handgreiflichen Störungen im Organismus, jedoch wird Störung der Blutbildung behauptet (LAUDENBACH). Die Milznerven, welche im Plexus lienalis verlaufen, beherrschen vermöge der reichlichen glatten Muskelfasern der Kapseln und der Trabekeln (beim Menschen sollen dieselben fehlen, also nur die gewöhnliche Muskulatur der Arterienwände vorhanden sein) in ausgiebiger Weise das Volumen der Milz. Durchschneidung des Plexus vergrößert dasselbe, es ist also ein Tonus der Milz vorhanden, während Reizung desselben die Milz verkleinert (JASCHKOWITZ), desgleichen Reizung der Splanchnici (ROY), nicht solche der Vagi (MAGNUS & SCHÄFER).

Ebenso wirkt Kälte, Erstickung und sensible Reizungen (Bulgak, Botkin, Mosler, Roy). Die Kontraktilität der Milz verhält sich also ganz wie die der Arterien.

Wie plethysmographische, resp. onkographische Versuche zeigen (Roy), nimmt das Milzvolum an den kardialen und respiratorischen Arterienschwankungen nicht teil, vermutlich wegen zu großer Enge der Arterienbahnen. Dagegen zeigen sich unabhängige langsame Volumschwankungen, deren Periode im Mittel 1 min. ist, und welche auch nach Durchschneidung der Splanchnici und Vagi fortbestehen; die Durchschneidung dieser Nerven hebt weder den Tonus noch die reflektorischen Kontraktionen auf; die Nerven müssen also noch andere Bahnen vom Rückenmark zum Plexus lienalis haben (Roy). Die Fasern des letzteren lassen sich in den Splanchnikus zurückverfolgen, welcher sowohl konstriktorisch als vergrößernd wirken kann (Schäfer & Moore). Der Zusammenhang der Milzkontraktilität mit der morphologischen Funktion ist noch rätselhaft.

d. Andere Bildungsstätten.

Die Thymusdrüse, ein embryonales, nach der Geburt langsam abnehmendes, erst spät ganz verschwindendes Organ, enthält ebenfalls retikuläres Gewebe, trägt also vermutlich im Embryo zur Lieferung farbloser Blutkörper wesentlich bei; ihre Leistung scheint durch die Lymphdrüsen ersetzt zu werden. Die später auftretenden Fettzellen und zwiebelartig geschichteten Körperchen der Thymusdrüse sind wahrscheinlich Rückbildungsprodukte. Die Drüse ist reich an Nukleoproteiden.

Die Bildung der roten Blutkörper im Embryo und ähnlich auch im Schwanz der Froschlarve geschieht gleichzeitig mit der Gefäßbildung (vgl. Kap. XV) in der Weise, daß sich netzförmig anastomosierende Zellbalken ausbilden, deren peripherische Zellschicht zum Endothel der Gefäßwand, deren zentrale Zellen zu den, zuerst kernhaltigen roten Blutkörpern werden. Dieser Prozeß geschieht außer in der Area vasculosa namentlich in der Leber.

Ein ähnlicher Prozeß soll nach Einigen (Ranvier, Schäfer) auch nach der Geburt vorkommen, nämlich die Bildung von Zellen mit Ausläufern, welche im Innern mit roten Blutkörpern erfüllt sind, dann mit bestehenden Gefäßen sich verbinden, deren Blut die neuen Zellen wegschwemmt („vasoformative Zellen"); indes ist dieser Modus nicht sicher.

Die vorstehenden Angaben zeigen, daß der Wechsel der farblosen und derjenige der roten Blutkörper wahrscheinlich garnichts mit einander zu tun haben. Der beständigen starken Einwanderung farbloser Zellen aus dem Lymphsystem, der Milz und dem Knochenmark muß ein ebenso reichlicher Untergang farbloser Elemente gegenüberstehen, über dessen Modus (Auswanderung?) nichts bekannt ist. Weniger lebhaft scheint der Wechsel der roten Körper zu sein, deren Zugang nur im

Knochenmark feststeht, während ein spärlicher Untergang in der Milz und in den pigmentbildenden Organen, Leber, Niere etc., stattzufinden scheint.

Bei den zahlreichen Quellen der farblosen Blutelemente ist es begreiflich, daß Exstirpation einzelner der betr. Organe keine erheblichen Folgen hat, sondern durch Mehrleistung anderer ersetzt wird. Bemerkenswert ist, daß die Leukämie, eine pathologische Vermehrung der farblosen Blutkörper, von Schwellung der Milz, der Lymphdrüsen oder des Knochenmarks begleitet ist.

Zwölftes Kapitel.
Der Stoffwechsel des Gesamt-Organismus.

Geschichtliches. Die Idee, daß sich durch Wägung eine Bilanz von Einnahme, Ausgabe und Bestandänderung herausstellen müsse, war schon im 17. Jahrhundert, und früher, geläufig, und führte u. a. Sanctorius um 1600 zu der Erkenntnis, daß außer Harn und Kot noch eine viel beträchtlichere unmerkliche Stoffausgabe (Perspiratio insensibilis) stattfinden müsse, d. h. durch Lungen und Haut. Stoffwechsel-Untersuchungen im jetzigen Sinne sind aber erst im zweiten Drittel des 19. Jahrhunderts angestellt worden. Eine einigermaßen vollständige Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben war erst nach der vollständigen Aufdeckung des respiratorischen Stoffwechsels (vgl. S. 524), sowie nach Kenntnis der wesentlichen Bestandteile des Harns etc. und ihrer elementaren Zusammensetzung denkbar, und die ersten wirklichen Stoffwechselgleichungen wurden von Boussingault, Sacc, Valentin, Barral, Dalton, Liebig zwischen 1840 und 1850 gewonnen. Die wichtige Entdeckung der spezielleren Bedeutung des Umsatzes stickstoffhaltiger Teile im Organismus und seiner Beziehung zur Harnstoffausscheidung verdankt man hauptsächlich Liebig, Bischoff, Pettenkofer und Voit. Die Untersuchungen über das andere Hauptprodukt des Stoffwechsels, die Kohlensäure, sind S. 524 erwähnt.

Die speziellen Umsetzungen der Stoffe im Organismus sind, wie die vorstehenden Kapitel ergeben, erst zum geringsten Teile aus direkten Ermittelungen bekannt; durch eine summarische Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben lassen sich jedoch ebenfalls Rückschlüsse auf die Umsetzungen im Organismus ziehen. Ein auf diesem Wege gewonnenes Resultat, nämlich daß im Organismus haupsächlich Oxydationen stattfinden, ist schon in der Einleitung erwähnt worden. Die Ermittelungen über den äußeren Stoffverkehr haben aber außerdem, wegen ihrer Beziehungen zu hygienischen und technischen Fragen der Ernährung, Ventilation, Exkrementabfuhr u. dgl., unmittelbare Bedeutung.

Für jede vollständige Stoffwechselbeobachtung müssen Einnahmen und Ausgaben genau nach Menge und elementarer Zusammensetzung, und ebenso die Veränderungen des Körpergewichts ermittelt werden. Es ist

klar, daß letztere gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe sein müssen, und daß ebenso für jedes einzelne Element Gewinn oder Verlust des Körpers aus der Differenz seines Betrages in Einnahme und Ausgabe sich ergibt.

Brauchbare Versuche müssen sich auf eine größere Anzahl von Tagen erstrecken, weil die Einnahmen und Ausgaben zum Teil in Intervallen stattfinden, so daß ihre Zugehörigkeit zu einzelnen Perioden nicht mit Sicherheit anzugeben ist. Die Einnahmen (Nahrung) wählt man meist von ganz gleichmäßiger und genau bekannter Zusammensetzung. Von den Ausgaben wird die respiratorische nach den S. 530 ff. angegebenen Methoden, Harn und Kot durch genaues Aufsammeln und Analysieren bestimmt. Die Ausgabe durch Hornverluste (Haare, Epidermis etc.), sowie durch Schweiß kann in der Regel vernachlässigt werden; Milch und ähnliche progeniale Ausgaben kommen nur ausnahmsweise vor. Die tägliche Hornausgabe eines Mannes beträgt etwa (Moleschott) an Haaren 0,2 g, Bart und Nägel 0,06 g, Epidermis (wahrscheinlich zu viel) 14.4 g; die entsprechenden N-Mengen wären 0,03. 0,008 und 2,10 g.

1. Die Maße des Stoffverbrauches.

Wir geben hier zwei Beispiele der Haushaltsbilanz für Mensch und Hund, beide bei reichlicher Ernährung (nach Pettenkofer & Voit).

1. Kräftiger Mann. Anfangsgewicht 69,290, Endgewicht 69,550 Kilo.

Gramm in 24 Stunden		Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:							
Fleisch	139,7	79,5	31,3	4,3	8,50	12,9	3,2
Eiweiß	41,5	32,2	5,0	0,7	1,35	2,0	0,3
Brot	450,0	208,6	109,6	15,6	5,77	100,5	9,9
Milch	500,0	435,4	35,2	5,6	3,15	17,0	3,6
Bier	1025,0	961,2	25,6	4,3	0,67	30,6	2,7
Schmalz	70,0	—	53,5	8,3	—	8,1	—
Butter	30,0	2,1	22,0	3,1	0,03	2,8	—
Stärke	70,0	11,0	26,1	3,9	—	29,0	—
Zucker	17,0	—	7,2	1,1	—	8,7	—
Salz	4,2	—	—	—	—	—	4,2
Wasser	286,3	286,3	—	—	—	—	—
Inspirierter Sauerstoff	709,0	—	—	—	—	709,0	—
		2016,3 =	—	224,0	—	1792,3	—
Summe der Einnahmen	3342,7		315,5	270,9	19,47	2712,9	23,9
Ausgaben:							
Harn	1343,1	1278,6	12,60	2,75	17,35	13,71	18,1
Kot	114,5	82,9	14,50	2,17	2,12	7,19	5,9
Exspiration	1739,7	828,0	248,60	—	—	663,10	—
		2189,5 =	—	—	—	1946,20	—
Summe der Ausgaben	3197,3		275,70	248,22	19,47	2630,20	24,0
Differenz Einn. minus Ausgabe	+ 145.3	—	+39,8	+22.7	0	+ 82,7	—0.1

2. Hund von 33 Kilo:

Gramm in 24 Stunden.		Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:							
Fleisch	1500,0	1138,5	187,8	25,9	51,0	77,2	19,5
Inspirierter Sauerstoff .	486,6	—	—	—	—	486,6	—
		1138,5 =	—	126,5	—	1012,0	—
Summe der Einnahmen .	1986,6		187,8	152,4	51,0	1575,8	19,5
Ausgaben:							
Harn	1061,0	920,5	30,3	7,9	50,3	35,9	16,1
Kot	40,1	28,8	4,9	0,7	0,7	1,5	3.4
Exspiration	910,6	365,3	149.3	1,5	—	394,5	—
		1314,6 =	—	146,1	—	1168,5	—
Summe der Ausgaben .	2011,7		184,5	156,2	51,0	1600,4	19,5
Differenz Einn. minus Ausgabe	— 25,1		+3,3	—3,8	0	—24,6	0

Man sieht aus den Tabellen, daß der im Körper verbrauchte Kohlenstoff zum bei weitem größten Teile (90,2 pCt. beim Menschen, 80,9 pCt. beim Hunde) in der exspirierten Kohlensäure, der verbrauchte Stickstoff aber fast ganz im Harn (und zwar in dessen Harnstoff), gänzlich aber im Harn und Kot wiedererscheint. Kohlensäure und Harnstoff sind also die wichtigsten Maße des Stoffverbrauches, und zwar kann die Kohlensäure als Maß des Verbrauchs organischer (kohlenstoffhaltiger) Substanzen überhaupt, Harnstoff als das Maß des Verbrauchs stickstoffhaltiger Substanzen, besonders als Maß des Eiweißkonsums im Organismus betrachtet werden: genauer gilt als solches der gesamte Stickstoffgehalt in Harn und Kot. Berechnet man aus letzterem das zersetzte Eiweiß, und erscheint in den Exkreten mehr Kohlenstoff, als dem zersetzten Eiweiß entspricht, so muß noch eine andere kohlenstoffhaltige Substanz zersetzt sein, welche der Hauptmasse nach nur Fett sein kann; umgekehrt schließt man, wenn die Exkrete weniger Kohlenstoff enthalten, als dem Eiweißverbrauch entspricht, auf einen Fettansatz (Voit).

Da für Eiweiß der Quotient C/N im Mittel 3,31 ist (vgl. S. 104), so würde hiernach, kurz ausgedrückt, auf Fettverlust, resp. Fettansatz zu schließen sein, je nachdem der ausgeschiedene Kohlenstoff mehr oder weniger ausmacht als das 3,31fache des ausgeschiedenen Stickstoffs.

Der alte Streit, ob bei gleichbleibendem Körpergewicht sämtlicher aufgenommene Stickstoff in den festen und flüssigen Exkreten (besonders Harn und Kot) wiedererscheint (Voit u. A.), oder ob ein sog. Stickstoffdefizit existiert (Seegen), welches zur An-

nahme einer respiratorischen Stickstoffausscheidung zwingen würde (vgl. S. 532), scheint zu Gunsten der ersten Alternative entschieden; speziell für sehr eiweißreiche Kost wird noch das Vorhandensein eines Stickstoffdefizits behauptet (Stohmann). Beim Schwitzen tritt natürlich wegen der Stickstoffausgabe durch den Schweiß ein scheinbares Stickstoffdefizit ein (Leube).

2. Einfluß der Nahrung auf den Stoffverbrauch.

a. Der Hungerzustand.

Bei vollständigem Nahrungsmangel leben Tiere und Menschen noch längere Zeit. Der Hungertod oder die Inanition tritt um so später ein, je wohlgenährter der Organismus im Beginn des Hungerns ist; die Winterschläfer, welche normal einen sehr langen Hungerzustand durchmachen, sind im Beginn desselben stark gemästet, am Schluß ungemein abgemagert. Fleischfresser vertragen den Hunger länger als Pflanzenfresser, vermutlich weil der Hungerzustand, in welchem vom eigenen Leibe gezehrt wird, der Fleischnahrung verwandter ist; beim Hunde ist 60tägiger Hunger beobachtet (Falck). Junge, magere Tauben erliegen schon nach Verlust von $^1/_4$ ihres Körpergewichts, in 3 Tagen, ältere fette dagegen erst nach Verlust der Hälfte, in 13 Tagen (Chossat).

Da die einzige Stoffaufnahme beim Hungern in dem eingeatmeten Sauerstoff besteht, welcher unmittelbar in der ausgeatmeten Kohlensäure größtenteils wieder erscheint, ist notwendig schon durch den Kohlenstoff der letzteren, außerdem aber durch die fortdauernde Harnabsonderung (im Anfang wird auch Kot entleert) eine beständige Abnahme des Körpergewichtes bedingt. Die Ausgaben vermindern sich jedoch von Tag zu Tag, d. h. die mangelnde Zufuhr vermindert den Stoffverbrauch. Die Abnahme betrifft sowohl die Kohlensäure- als die Harnstoffausscheidung, dagegen fast gar nicht die Sauerstoffaufnahme (Finkler). Bei Pflanzenfressern nimmt jedoch der Harnstoff im Anfang zu, und der Harn wird wie bei Fleischnahrung sauer. Die Abnahme des Verbrauches erklärt sich zum Teil aus derjenigen der Leistungen: Temperatur-, Puls- und Athemfrequenz nehmen ab, und jede entbehrliche Muskelanstrengung wird vermieden.

Infolge der Abnahme der Ausgaben sinkt das Körpergewicht in einer Kurve von abnehmender Steilheit. Auch die Ausgaben selber nehmen nicht gleichmäßig, sondern anfangs rascher ab, besonders die Harnstoffausscheidung, wodurch die Gewichtskurve gleichmäßiger abfällt, als es sonst der Fall wäre.

Sehr verwickelt sind die Umsatzprozesse während des Hungerns, wenn reichlicher Fettvorrat vorhanden ist. Der Eiweißverbrauch kann

dann längere Zeit konstant bleiben, ja sogar zunehmen (FALCK). Letzteres tritt namentlich zu der Zeit ein, wo die Fettzersetzung wegen Erschöpfung des Vorrates fast aufgehört hat (RUBNER, KUCKEIN).

In der Leiche zeigt sich der Gewichtsverlust der einzelnen Körperteile durchaus verschieden: am meisten geschwunden ist der Fettinhalt des Fettgewebes, oder kurzweg das Fett (Verlust 91—93 pCt.): weniger geben ab die Baucheingeweide und die Muskeln, und zwar die häufig gebrauchten weniger als die untätigen; fast nichts dagegen das Gehirn, etwas mehr das Rückenmark. Das Blut und besonders dessen Hämoglobingehalt behält annähernd sein Verhältnis zum Körpergewicht. Dieser ungleiche Verlust deutet darauf hin, daß durch Vermittlung des Blutes zwischen den verschiedenen Organen eine gewisse intermediäre Aushilfe mit Material stattfindet, daß die wichtigeren Organe reichlicher versorgt werden. (Im Blute selbst nimmt das Hämoglobin weit weniger ab als die übrigen festen Bestandteile, HERMANN & GROLL.)

Bei unzureichenden Nahrungsmengen tritt ein langsameres Verhungern ein, dessen Gang, soweit bekannt, dem der vollständigen Inanition gleich ist.

b. Zufuhr von Eiweiß allein.

Fleischfresser lassen sich durch bloßes Eiweiß, z. B. ausgelaugtes Fleischpulver, mit Wasser, am Leben erhalten. Die wichtigsten Resultate der so angestellten Versuche sind folgende (BISCHOFF & VOIT, PETTENKOFER & VOIT): 1. Die Stickstoffausscheidung ist um so größer, je größer die täglich zugeführte Eiweißmenge, der Eiweißverbrauch ist also von der Eiweißzufuhr abhängig. 2. Wird eine bestimmte Eiweißkost längere Zeit unterhalten, so setzt sich der Organismus mit derselben nach einiger Zeit ins Gleichgewicht, so daß nunmehr die Einnahme und Ausgabe von Stickstoff sich gleich sind. Ist das frühere Kostmaß ein kleineres gewesen, so wächst die Ausgabe nicht augenblicklich, sondern allmählich, mit abnehmender Steilheit; während dieser Zeit überschreitet also die Einnahme die Ausgabe, der Organismus nimmt daher bis zur Herstellung des neuen Gleichgewichtszustandes an Eiweiß („Fleisch") und an Gewicht zu. Umgekehrt nehmen nach dem Uebergang zu einem kleineren Kostmaß die Ausgaben nicht augenblicklich, sondern mit abnehmender Steilheit ab, so daß bis zum Gleichgewicht die Ausgaben die Einnahmen überschreiten, also der Körper an Fleisch und Gewicht abnimmt. Jedem Kostmaß entspricht also ein anderer Fleischbestand (und Kräftezustand) des Tieres. Der Hungerstoffwechsel (s. oben) paßt in dieses Schema;

nur wird hier ein Gleichgewichtszustand begreiflicherweise nicht erreicht. 3. Auch die respiratorischen Größen (O, CO_2) wachsen mit der Eiweißzufuhr. Die Berechnung des Fettverbrauchs (S. 647) ergibt, daß die Eiweißzufuhr nicht allein den beim Hunger stattfindenden Fettverbrauch vermindern, sondern auch, wenn sie sehr bedeutende Größen erreicht, einen Fettansatz bewirken kann.

Das Schema Fig. 216 diene zur Veranschaulichung des sub 2 Gesagten. Die Abszissen *AA'* bedeuten Zeiten, die Ordinaten der starken Kurve das Körpergewicht oder dessen Eiweißbestand, die der punktierten die Größe der täglichen Einnahme, die der feinen Kurve die Größe der täglichen Ausgabe. Die Einnahme wird zur Zeit *a* plötzlich vergrößert, zur Zeit *c* plötzlich vermindert, zur Zeit *e* Null. *Aa*, *bc*, *de*

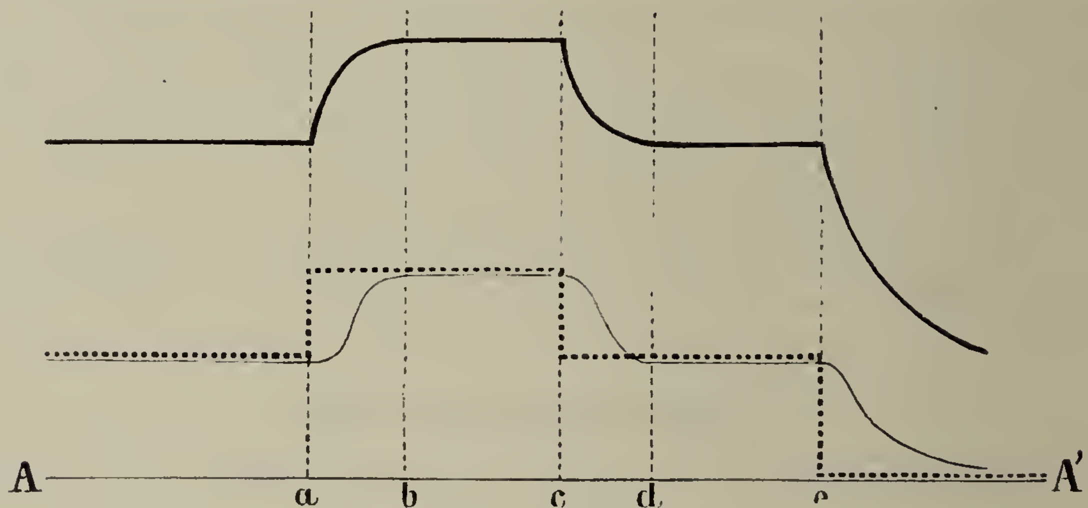


Fig. 216.

sind Gleichgewichtszustände, *ab* Ausgleichungsperiode mit Zunahme der Ausgaben und des Bestandes, *cd* Ausgleichungsperiode mit Abnahme der Ausgaben und des Bestandes, *cA'* Hungerperiode, ebenfalls mit Abnahme beider. Die Veränderung des Bestandes ist natürlich an jedem Tage gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe. (Der Maßstab der Ordinaten ist aber für die obere Kurve anders, als für die beiden unteren.)

c. Zufuhr von Leim oder Kollagen allein.

Bei bloßer Leimnahrung gehen die Tiere unter Gewichtsabnahme zugrunde, jedoch weit weniger schnell als beim Hungern. Die Stickstoffausfuhr ist stets größer als dem zugeführten Leim entspricht. Man schließt hieraus, daß der Leim zerstört wird, und den Eiweißkonsum nicht verhindern, wohl aber vermindern kann; auch der Fettverbrauch ergibt sich etwas geringer als beim Hungern (Voit). Aehnlich wie Leim soll auch Asparagin eiweißsparend wirken (Weiske, Zuntz), was aber bestritten wird (Voit).

d. Zufuhr von Fetten oder Kohlehydraten allein.

Bloße N-freie Nahrung wirkt kaum anders als vollständiges Hungern. Die Stickstoffausscheidung ist dieselbe wie beim Hungern (Frerichs).

der Eiweißkonsum wird also durch bloße Fett- oder Kohlehydratzufuhr nicht beeinflußt. Die Fettzersetzung geht ebenfalls so wie beim Hungern vor sich, jedoch findet bei genügend großer Zufuhr kein Fettverlust des Körpers mehr statt (Voit).

e. Zufuhr von Eiweiß mit Fetten oder Kohlehydraten.

Durch den Zusatz N-freier organischer Nährstoffe zur Eiweißkost wird der Eiweißkonsum vermindert (Bischoff, Botkin, Voit), so daß dem gleichen Eiweißkostmaß ein höherer Körperbestand entspricht, als ohne den N-freien Zusatz, und der letztere, zu einer bestehenden Eiweißkost hinzukommend, einen Fleischansatz hervorbringt; umgekehrt genügt bei Fett- oder Stärkezusatz eine geringere Eiweißkost zur Erhaltung eines gewissen Fleischbestandes, als ohne jenen Zusatz.

100 Teile Fett sind in dieser Hinsicht äquivalent etwa 240 Teilen Kohlehydrat und ersparen etwa 211 Teile Eiweiß; diese Zahlen sind annähernd umgekehrt proportional den Verbrennungswärmen (s. Kap. XIII), woraus sich ergibt, daß der Wert der Hauptnährstoffe etwa nach ihrer Verbrennungswärme zu bemessen ist (Rubner). Es ist indes zu berücksichtigen, daß ein gewisses Eiweißquantum überhaupt nicht vertretbar ist (s. oben).

Bei Zusatz von Fett oder Kohlehydrat zum Eiweiß findet nicht allein eine Verminderung des Fettverlustes, sondern schon bei mäßigen Gaben ein Fettansatz statt, welcher sich nicht allein aus der Rechnung, sondern auch durch die sichtbare Zunahme des Fettkörpers ergibt. Ueber den Modus des Fettansatzes s. unten.

Dieselbe Wirkung wie Fette haben auch die Fettsäuren (vgl. S. 628) und anscheinend auch das Glyzerin (Arnschink, Munk).

f. Einfluß der Wasser- und Salzzufuhr.

Die zugeführten Wassermengen gehen nicht einfach durch den Körper hindurch (vgl. S. 584), sondern haben möglicherweise auch Einfluß auf den Stoffumsatz; vermehrte Wasserzufuhr steigert die Harnstoffausscheidung, jedoch nur wenn sie die Harnmenge vermehrt, nicht wenn sie zum Ersatz von Wasserverlust durch Schweiß etc. dient. Ob diese Steigerung von vermehrtem Eiweißkonsum (Voit), oder nur von beschleunigter Wegspülung vorhandenen Harnstoffs herrührt (Bidder & Schmidt, J. Meyer), ist noch nicht entschieden; für ersteres spricht die anhaltende Vermehrung bei dauernd hoher Wasserzufuhr. Bei vollständiger Entziehung des Wassers, d. h. auch des in den festen Nahrungsmitteln enthaltenen (Schuchardt), nehmen die Tiere sehr bald auch nichts Festes, bei Entziehung aller festen Nahrung (Bischoff & Voit, Chossat)

sehr bald auch kein Wasser mehr auf, so daß beides de facto dem vollständigen Hungern gleichkommt.

Die Zufuhr der die Asche der Gewebe, und namentlich der Exkrete, bildenden Salze ist ebenso unentbehrlich wie die des Wassers: bei Fütterung mit ausgelaugten Nahrungsmitteln (Salzhunger) gehen die Tiere in wenigen Wochen unter Erscheinungen von Schwäche und Lähmung zu grunde (Forster). Dabei nimmt die Ausscheidung von Salzen stark ab, und hört zum Teil ganz auf, und zwar zu einer Zeit, wo die Gewebe noch große Mengen der betr. Salze enthalten. Mangelnde Kalkzufuhr soll Knochenbrüchigkeit hervorbringen (Chossat), und macht bei jugendlichen Tieren Rachitis (E. Voit); mangelnde Eisenzufuhr bewirkt Hämoglobinmangel, Blässe etc. (v. Hösslin).

Die Aschensalze, sowie das Eisen (vgl. auch S. 596), die Kieselsäure etc., werden als natürliche Bestandteile der Nahrungsmittel und des Trinkwassers aufgenommen. Als besonderer Stoff wird nur das Kochsalz genossen, von dessen Menge die Harnstoffausscheidung in ähnlicher Weise abhängig ist wie vom Wassergenuß, vielleicht weil Salzgenuß auch den Wassergenuß steigert. Ob die Kochsalzzufuhr den Eiweißumsatz beschränkt, ist streitig.

Auch von vielen anderen Salzen, z. B. Salpeter, Borax, essigsaures und phosphorsaures Natron, Salmiak, kohlensaures Ammoniak, ist bei größeren Dosen eine Steigerung der Harnstoffausscheidung nachgewiesen; vom Glaubersalz ist eine Verminderung behauptet (Seegen), welche jedoch bestritten wird (Voit); andrerseits wird sogar Vermehrung angegeben (Zuntz & v. Mering). Auch essigsaures und phosphorsaures Natron sollen vermindernd wirken (J. Meyer). Vom kohlensauren Natron wird die Vermehrung ebenfalls bestritten (A. Ott) und behauptet (J. Meyer).

Von anderen Stoffen mag hier noch folgendes angeführt werden. Die Wirkung des Alkohols ist sehr streitig; nach der Mehrzahl der Angaben scheinen kleine Dosen die Stickstoff- und Kohlensäureausscheidung zu vermindern, große beide zu steigern. Chinin vermindert den Stoffverbrauch (Schulte), was aber bestritten wird (Oppenheim); ersteres wird auch von anderen sog. antipyretischen Substanzen behauptet. Benzoësaures und salizylsaures Natron werden als steigernd bezeichnet (H. Virchow). Von arseniger Säure wird ebenfalls eine Herabsetzung der N- und CO_2-Ausscheidung behauptet (Schmidt & Stürzwage), aber auch bestritten (Voit). Aehnliches gilt von Kokain, Kaffee, Tee, Quecksilbersalzen etc. Phosphor steigert die N-Ausscheidung, vermindert dagegen die CO_2-Ausscheidung, vielleicht wegen Fettablagerung. Die Wirkung der Opiumalkaloide ist durchaus streitig. — Ueber Einfluß der Nahrung auf den Gaswechsel s. unten S. 655.

3. Einfluß der Atmung auf den Stoffverbrauch.

Die Angabe, daß die Energie der Atembewegungen auf den Stoffwechsel direkt einwirke, hat sich durch neuere Versuche als unrichtig er-

wiesen; die gesteigerte Ventilation kann zwar momentan durch Aenderung des Gasgehaltes im Blute eine gewisse Vergrößerung der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung bewirken, aber nicht auf die Dauer. Während bestehender Apnoe (S. 551) ist die Sauerstoffaufnahme nicht größer als sonst (Pflüger mit Finkler & Oertmann). Anhaltend verminderte Sauerstoffzufuhr (z. B. durch langsame Kohlenoxydvergiftung, Aufenthalt in stark verdünnter Luft u. dgl.), von der man früher annahm, daß sie den Umsatz vermindere, oder wenigstens zur Ausfuhr unoxydierten Materials (Zucker, Milchsäure etc.), führe, vermindert nicht nur nicht den Eiweißumsatz (Senator), sondern vergrößert ihn sogar (Fränkel, Levy, Fränkel & Geppert). Da jedoch nach anderen Versuchen verminderter Sauerstoffgehalt der geatmeten Luft die Sauerstoffaufnahme und auch die Kohlensäureausgabe vermindert (Zuntz & Kempner), so ist anzunehmen, daß der gesteigerte Eiweißkonsum durch Verminderung anderer Verbrennungen überkompensiert wird. Bei vermehrtem Sauerstoffgehalt der Luft läßt sich keine Vermehrung des Umsatzes erkennen (Lukjanow).

4. Einfluß der Temperatur auf den Stoffverbrauch.

Bei Kaltblütern steigt der respiratorische Gaswechsel mit der Temperatur; bei Fröschen z. B. ist der Umsatz bei 1° nahezu Null, bei 36° gleich demjenigen der Warmblüter (Moleschott, Regnault & Reiset, Pflüger & Schulz). Warmblüter verhalten sich nur dann ebenso, wenn ihre Eigenwärme sich mit der umgebenden Temperatur ändert, d. h. wenn ihre Regulationsgrenzen (Kap. XIII) überschritten werden (Ludwig & Sanders-Ezn, Erler), oder wenn durch Rückenmarksdurchschneidung Kurarisierung u. dgl. gewisse nervöse Einflüsse beseitigt sind (Pflüger, Velten). Innerhalb der Regulationsgrenzen dagegen ist der Gaswechsel um so größer, je niedriger die Temperatur (Crawford, Lavoisier, Berthollet, Vierordt, Liebermeister, Pflüger mit Röhrig, Zuntz, Colasanti und Finkler).

Hieraus ist zu schließen, daß die tierischen Umsetzungen, sobald die Gewebe sich selbst überlassen sind, dem allgemeinen Naturgesetze folgen, daß die Wärme die chemischen Prozesse beschleunigt. Beim Warmblüter sind jedoch entgegengesetzt wirkende Einrichtungen vorhanden, und zwar durch Vermittelung des Nervensystems (Pflüger). Höchstwahrscheinlich bildet die Haut, vermöge ihres Temperatursinns, den Angriffspunkt dieses Einflusses, und die ihn vermittelnden Organe sind in erster Linie die Muskeln (vgl. Kap. XIII). Der Eiweißverbrauch wird durch die

Temperatur beim Warmblüter nicht verändert (Liebermeister, Senator Voit). Ueber das Fieber und dessen Theorie s. Kap. XIII.

5. Einfluß der Leistungen auf den Stoffverbrauch.

Schon in der Einleitung ist ausgeführt, daß jede Arbeitsleistung mit einem Stoffumsatz verbunden sein muß. Direkt ist in dieser Hinsicht folgendes für den Umsatz des Gesamtorganismus festgestellt:

1. Die Muskelarbeit steigert sowohl den Sauerstoffverbrauch als die Kohlensäurebildung (Lavoisier & Séguin, Vierordt, Scharling, Regnault & Reiset), also den Stoffverbrauch im allgemeinen. Der respiratorische Quotient wird durch Arbeit erhöht, was aber neuerdings bestritten wird (Loewy, Katzenstein).

2. Die Frage, ob auch der Eiweißverbrauch durch Muskelarbeit gesteigert wird, ist bis in die neueste Zeit streitig (vgl. S. 171).

Die Schwefel- und Phosphorsäure-Ausscheidung wird nach mehreren Autoren durch Arbeit erhöht.

3. Im Schlafe, wo die Bewegungen auf ein Minimum reduziert sind, ist der Gaswechsel bedeutend herabgesetzt (Scharling, Pettenkofer & Voit u. A.), ohne Aenderung der Harnstoffausscheidung; ferner ist er beim Aufenthalt im Lichte größer als im Dunklen (Moleschott, Pflüger & v. Platen u. A., bestritten von C. A. Ewald); außer den Retinareizen wirken auch Hautreize, z. B. Salzbäder, Senfteige, erhöhend (Röhrig & Zuntz, Paalzow), und der oben S. 653 erwähnte analoge Einfluß der Kälte gehört wahrscheinlich ebenfalls hierher; man vermutet, daß alle diese Einflüsse lediglich durch die Muskeln vermittelt werden. Ein Einfluß geistiger Arbeit auf den Stoffumsatz ist bisher nicht genügend experimentell festgestellt, und wird in Abrede gestellt (Speck).

Der erwähnte Einfluß des Lichtes soll auch nach Exstirpation der Augen, also durch Wirkung auf die Haut, noch merklich sein, und sogar am Gaswechsel ausgeschnittener Gewebe auftreten; rotes Licht soll weniger wirksam sein als blaues, violettes und weißes (Moleschott & Fubini). Besonders soll im Dunkeln die Hämoglobinmenge abnehmen (Graffenberger). Im Dunkeln sollen Tauben den Hungerzustand länger ertragen (Aducco).

6. Einige andere Einflüsse auf den Stoffverbrauch.

Die Vergleichung des Stoffumsatzes pro Kilo Tier für gleiche Zeiten ergibt einen großen Einfluß der Tierart; es existieren jedoch fast nur über den Gaswechsel brauchbare Vergleichswerte (Tabelle S. 532 f.). Im allgemeinen haben größere Tiere geringeren Gas-

wechsel, als kleinere Warmblüter größeren als Kaltblüter, Vögel größeren als Säugetiere.

Ferner hat man gefunden, daß Alter und Geschlecht Einfluß auf den Stoffumsatz haben. Der Gaswechsel ist beim Manne größer als beim Weibe, beim Kinde größer als beim Erwachsenen, und bei letzterem im kräftigsten Lebensalter am größten. Kräftige Konstitution bedingt ferner größeren Stoffumsatz. Während des Tages zeigt sich ein erhöhender Einfluß der Verdauungsperioden, und ein (schon erwähnter) vermindernder der Nacht- und Schlafzeit. Die Vermehrung der Stickstoffausgabe tritt schon in den ersten beiden Stunden nach der Mahlzeit auf (Feder), das Maximum stellt sich aber erst später ein (Oppenheim). Schwangerschaft erhöht den Gaswechsel.

Sehr erheblich vermindert, ja sogar unter den des Kaltblüters, ist, wie die Tabelle zeigt, der Umsatz im Winterschlaf (Kap. XIII).

Ueber Einflüsse der Nahrung auf den Gaswechsel ist nichts ganz Sicheres bekannt, außer daß ihre Menge ihn im allgemeinen steigert. Kohlehydrate sollen den respiratorischen Quotienten erhöhen (Hanriot).

7. Zur Theorie des Stoffumsatzes.

Da im Blute selbst bisher keine Umsatzprozesse mit irgend welcher Sicherheit beobachtet sind, so müssen die Gewebe als Sitz dieser Prozesse betrachtet werden. Die Ursachen des Stoffumsatzes hängen ohne Zweifel innig mit den noch unverständlichen Lebenseigenschaften der Zellen zusammen, und sind noch gänzlich unbekannt. Insbesondere sind die Theorien, welche die Ursache des Umsatzes in dem oxydierenden Angriffsvermögen des Sauerstoffs, resp. seiner Modifikation als Ozon, sahen, als widerlegt zu betrachten: denn erstens ist der Umsatz von der Energie der Atmung unabhängig (S. 652 f.), zweitens deuten viele Verhältnisse darauf hin, daß die Kohlensäurebildung ein von der Sauerstoffaufnahme völlig getrennter Akt ist. Zuerst ergab sich bei den Muskeln, daß ihre bei Kontraktion und Erstarrung auftretende Kohlensäurebildung völlig unabhängig von der Gegenwart von Sauerstoff, also als Resultat eines Spaltungsprozesses zu betrachten ist: die Sauerstoffaufnahme konnte also nur mit der Synthese der spaltbaren Substanzen in Zusammenhang stehen. Diese, alsbald auch auf Nerven und Drüsen ausgedehnte Ansicht vom Lebensprozeß (Hermann) ist später verallgemeinert und weiter ausgebildet worden (Pflüger), namentlich auf Grund der Beobachtung, daß nicht bloß die muskulären Prozesse, sondern der ganze Lebensvorgang kaltblütiger Tiere bei völliger Abwesenheit von Sauerstoff

sich vollziehen kann. Speziellere Hypothesen über den Modus der Spaltung und Regeneration können hier nicht wiedergegeben werden; nur das sei erwähnt, daß vermutlich gewisse Spaltungsprodukte für die Regeneration wieder verwendet werden (Hermann, Pflüger), wodurch zugleich erklärlich wird, warum Mangel an dem für die Regeneration nötigen Sauerstoff (s. oben) solche Produkte zu weiterem Zerfall verurteilen und so den Stoffverbrauch steigern kann (vgl. oben S. 653).

Da die Umsatzprozesse mit den Funktionen der organisierten Elemente innig zusammenhängen, letztere aber vielfach durch das Nervensystem beeinflußt werden, so ist auch eine sehr allgemeine Abhängigkeit des Stoffumsatzes von den Nerven denkbar. Speziell ist eine solche an den Muskeln und Drüsen erwiesen, aber auch an anderen Geweben nicht unwahrscheinlich, so daß z. B. die S. 653 erwähnte nervöse Regulation keineswegs auf die Muskeln beschränkt zu sein braucht. Ueber Wirkungen gewisser Hirnverletzungen s. Kap. XIII.

Am schwierigsten ist zu erklären, warum der Umsatz, besonders derjenige der Eiweißstoffe, außer von den Funktionen, auch von der Zufuhr in so hohem Grade abhängt. Man nahm früher an, daß das über den unmittelbaren Bedarf zugeführte Eiweiß sofort, ohne Gewebsbestandteil geworden zu sein, im Blute verbrannt werde, und bezeichnete dies als Luxuskonsumption (C. G. Lehmann, Frerichs, Bidder & Schmidt); jedoch spricht hiergegen, daß im Blute kaum Verbrennungen nachweisbar sind, auch entblutete Frösche nicht merklich geringeren Gaswechsel haben als normale (Pflüger & Oertmann), ferner daß es keinen festen Bedarf gibt, sondern Zustand und Bedarf des Organismus in schon angegebener Weise von der Zufuhr abhängig sind. Die Meisten schreiben die Fähigkeit der Eiweißzersetzung ausschließlich den Geweben, d. h. den Zellen zu (Pflüger), welche also durch die Zufuhr anscheinend zu stärkerer Tätigkeit angeregt werden.

Im Sinne der Luxuskonsumption wird von Einigen die weitgehende Spaltung eines Teils des Eiweißes im Darm zu Leuzin, Tyrosin etc. gedeutet. Die Steigerung des Gaswechsels durch Einfuhr von Nährstoffen (S. 655) tritt nicht ein, wenn dieselben direkt in die Gefäße injiziert werden (Zuntz mit v. Mering, Wolfers und Pothast), woraus man geschlossen hat, daß jene Steigerung nur von der Darmtätigkeit herrühre. Jedoch bleibt sie umgekehrt unter gewissen Umständen aus, auch wenn die Nahrung auf natürlichem Wege zugeführt wird; die Darmtätigkeit an sich macht also keine Umsatzsteigerung (Rubner).

Die nächstliegende Erklärung für das Gesetz, daß der Organismus sich (zunächst für den Stickstoff) mit jedem Kostmaß ins Gleichgewicht setzen kann, wäre die, daß die Ausgaben stets dem Bestande proportional bleiben. Hieraus liesse sich eine sehr exakte mathematische Theorie entwickeln, welche zu jener Folgerung führt. (Die Kur-

ven der Fig. 216 würden dann Exponentialkurven.) Allein diese Annahme scheitert an der Tatsache, daß der erste Fleischtag nach einer Hungerperiode die Harnstoffausscheidung sofort enorm (z. B. auf das 6fache) steigert, während doch der Bestand an Fleisch unmöglich schon in diesem Verhältnis gestiegen sein kann; und ähnliches zeigt sich auch nach anderen plötzlichen Koststeigerungen (Voit). Solche Erscheinungen werden kaum anders als durch eine Art von Luxuskonsumption erklärt werden können, mag man dieselbe in den Darm, in das Blut oder in die Zellen verlegen.

Die Fettbildung.

Eine besondere Schwierigkeit für die Theorie des Stoffumsatzes bildet die bei reichlicher Nahrung auftretende Fettbildung (Mästung), deren nähere Bedingungen oben angegeben sind. Das Fett bildet hiernach einen in den Perioden des Nahrungsüberflusses abgelagerten Vorrat spannkraftreicher Substanz, von welchem in Zeiten der Not in erster Linie gezehrt wird.

Eine ziemlich unbestrittene Fettquelle ist das in der Nahrung enthaltene Fett, welches unter günstigen Umständen (S. 651) Fettansatz herbeiführt. Daß es wirklich direkt selber zum Ansatz gelangen kann, wird dadurch bewiesen, daß solche Glyzeride, welche im Tierkörper nicht vorkommen, z. B. Rüböl (Eruzin), Leinöl, sich im Körperfett nachweisen lassen, sobald sie dem Futter beigemischt werden (Radziejewski, Lebedeff). Auch Fettsäuren und Seifen können als Fett assimiliert werden (S. 628).

Nächstdem wird eine Fettbildung aus Eiweiß ziemlich allgemein angenommen. Die Möglichkeit einer solchen ist chemisch nicht vollkommen verständlich, da von Fettsäuren nur Kapronsäure (Leuzin) als Bestandteil des Eiweißmoleküls bekannt ist; das Glyzerin könnte aus anderen Quellen stammen, so gut wie bei der Fettbildung aus Seifen. Für die Fettbildung aus Eiweißkörpern wird angeführt: a) die Entstehung des Leichenwachses (Fettwachs, Adipocire) bei der Verwesung von Leichen in wasserhaltigem Terrain, also bei mangelhaftem Sauerstoffzutritt (auch künstlich unter ähnlichen Bedingungen erreichbar, z. B. durch monatelanges Bespülen von Fleisch mit Wasser bei Luftabschluß, Kratter, K. Lehmann, E. Voit); die eiweißreichen Gewebe (Muskeln, Haut) verwandeln sich in eine schmelzbare, fettartige Substanz; b) das Auftreten von Stearin im Körper, wenn neben Eiweiß eine stearinfreie Fettart (Palmöl) im Futter gereicht wird (Subbotin); c) Fettansatz unter Umständen, wo weder der Fett- noch der Kohlehydratgehalt der Nahrung zu seiner Erklärung groß genug ist (Voit u. A.).

Andere für Fettbildung aus Eiweißkörpern, Horn etc. angeführte Erscheinungen,

z. B. eine mehrfach behauptete Fettzunahme in Milch und Käse, sind widerlegt, andere, wie die fettige Degeneration stickstoffreicher Organe, haben keine volle Beweiskraft, weil das Fett aus anderen Organen transportiert sein könnte (was neuerdings sogar nachgewiesen ist, Rosenfeld). Dasselbe gilt von der angeblichen Verfettung fettloser Krystalllinsen und anderer stickstoffhaltiger Körper, welche in die Bauchhöhle lebender Tiere eingebracht sind. Kontrollversuche mit ganz indifferenten porösen Körpern, Holz, Hollundermark etc., zeigten, daß auch diese sich mit Fett imprägnierten: wahrscheinlich durch Einwanderung von Leukozyten.

Die Fettbildung aus Eiweiß würde besagen, daß dasselbe nicht vollständig verbrannt würde, sondern unter Umständen einen wertvollen Rest im Körper zurückließe.

Als eine andere Quelle der Fettbildung werden meist die Kohlehydrate angesehen, obwohl die Umwandlung von Kohlehydraten in Fette ein Reduktionsprozeß wäre. Für diese Umwandlung spricht folgendes: a) Die Bienen liefern bei reiner Zuckerfütterung einen fettartigen Körper, das Wachs. b) Eine an Kohlehydraten reiche Nahrung macht den Körper fett (Mästung, s. oben); besonders zeigt sich hierbei unmittelbar eine starke Fettanhäufung in der Leber (Tscherinoff). Diese Tatsache hat man auch so zu erklären gesucht, daß die Oxydation der leicht verbrennlichen Kohlehydrate die Verbrennung von aus Eiweißkörpern erhaltenem Fett beeinträchtigt, und letzteres dadurch sich ansammeln kann (bestritten von Pflüger). c) Daß in Früchten (Oliven) sich Fette aus Kohlehydraten (Mannit) bilden, beweist nichts für einen ähnlichen Vorgang im Tiere.

Viele halten die Fettbildung aus Eiweiß für die einzige neben der aus genossenem Fett; denn in allen bekannten Fällen, selbst bei der enormen Fettbildung milchender Kühe, reicht das Fett und Eiweiß der Nahrung aus, die ganze Menge des Fettes zu liefern. Dagegen läßt sich die Wachsbildung der Bienen bei bloßem Zuckergenuß kaum ebenfalls durch vorrätiges Eiweiß erklären, da der Eiweißgehalt der Tiere dabei nicht merklich abnimmt (Erlenmeyer & v. Planta). Die Mästung mit Kohlehydraten gelingt nur bei gleichzeitiger Eiweißfütterung (Voit; Weiske & Wildt; bestritten von Pflüger). Fleisch kann etwa 11 pCt. seines Gewichts Körperfette liefern (Pettenkofer & Voit). Das aus Eiweißkörpern (wahrscheinlich in den Geweben) abgespaltene Fett zeigt keine anderen Ablagerungsstätten als das direkt genossene: am stärksten geht es in das subkutane Gewebe über (Forster).

Das Fettgewebe, besonders das mesenteriale, ist nicht als einfaches Bindegewebe zu betrachten, dessen Zellen mit Fett erfüllt sind (Virchow), sondern als drüsenartiges Organ mit besonderen Gefäßen, welches beim Menschen schon frühzeitig vom Bindegewebe umwachsen wird (Toldt, Rollett).

Ueber die Verteilung des Fettes auf die Organe bei fetten und mageren Tieren gibt folgender Auszug aus einer Tabelle von Pfeiffer Aufschluß (in Prozenten der trockenen Organe):

Trockene Organe:	Hund fett	Hund mager	Kaninchen fett	Kaninchen mager	Henne fett	Henne mager
Herz	29,69	21,89	27,31	25,69	14,91	12,22
Leber	18,48	8,26	11,88	32,81	31,33	10,82
Muskel	34,83	9,24	15,83	13,21	16,67	14,39
Knochen	14,86	15,31	16,88	16,00	21,39	6,49
Intermuskuläres Bindegewebe	88,44	76,92	86,15	82,65	82,07	—
Bauchhöhleninhalt	72,50	69,51	88,61	68,19	96,32	35,88
Haut	40,72	14,42	6,74	2,79	83,91	42,49
Unterhautbindegewebe	92,13	85,45	89,07	79,69		
Rest (ohne Hirn und Rückenmark)	25,40	13,63	22,84	31,59	27,71	17,84

8. Der Stoffersatz durch die Nahrung.

a. Die Ernährungstriebe.

Dem beständigen Verbrauch an Stoffen steht die respiratorische Sauerstoffzufuhr und die temporäre Nahrungsaufnahme gegenüber. Die erstere regelt sich selbsttätig durch den Einfluß der dyspnoischen Reize (S. 552 f.), die letztere wird mehr willkürlich nach den Empfindungen des Durstes und Hungers bemessen.

Der Durst, ein Gefühl von Trockenheit und Brennen im Rachen, wird hervorgerufen durch lokalen Wassermangel der Schleimhaut, welcher gewöhnlich nur Teilerscheinung allgemeinen Wassermangels im Organismus ist; er kann aber auch örtlich durch Austrocknung (Durchstreichen trockener Luft) oder sonstige Wasserentziehung (Genuß hygroskopischer Salze) entstehen. Die örtliche Befeuchtung durch Trinken führt zugleich dem Gesamtorganismus Wasser zu. Aber auch Wasserzufuhr durch Einspritzen in die Venen löscht den Durst, entsprechend seiner Entstehung durch allgemeinen Wassermangel.

Der Hunger, eine drückende, nagende Empfindung, deren Sitz nicht genau angegeben werden kann, ist, wie es scheint, eine Empfindung von Leere im Verdauungsapparat: wenigstens wird er durch Anfüllung, selbst mit unverdaulichen Dingen, gestillt. Später tritt freilich in diesem Falle eine vom gewöhnlichen Hunger verschiedene, ganz rätselhafte Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfnis ein. Die bisherigen Erklärungsversuche für die Entstehung einer Empfindung durch Leere sind ungenügend, und können um so mehr übergangen werden, als sie die Empfindung in den Magen verlegen, während viele, z. B. der Verf., den Hunger eher im Rachen empfinden.

Die Nerven, welche das Durstgefühl vermitteln, sind in den Bahnen des Trigeminus, Vagus, Glossopharyngeus zu vermuten, aber nicht näher festgestellt, ebensowenig

spezifische Nervenendapparate für die Dursterregung, obwohl solche wahrscheinlich existieren. Die Nerven für den Hunger sind vollends unbekannt; Durchschneidung der Vagi, der Splanchnici hebt die Freßlust nicht auf, wohl aber Magenexstirpation (Carvallo & Pachon).

b. Begriff und Quelle der Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel.

Die chemischen Elemente der Nahrung müssen dieselben sein wie die Körperelemente, wenn sie den Verlust der letzteren ersetzen sollen. Indessen genügt die Zufuhr dieser Elemente im isolierten Zustande nicht zur Ernährung, weil sie teils zur Aufnahme in das Blut untauglich sind, teils, wenn sie aufgenommen sind, doch ihre Synthese zu den chemischen Verbindungen, welche sie ersetzen sollen, im Organismus nicht ausführbar ist. Es können daher als Nahrungsstoffe im allgemeinen nur chemische Verbindungen benutzt werden, und zwar nur solche, welche die folgenden Bedingungen erfüllen: 1. die Verbindung muß zur Aufnahme in das Blut oder den Chylus direkt oder nach der Verdauung geeignet sein; 2. sie muß einen Bestandteil des Organismus direkt ersetzen oder in einen solchen sich verwandeln, oder als Ingrediens zum Aufbau desselben verwandt werden können; 3. weder sie selbst, noch eines ihrer etwaigen Umwandlungsprodukte darf schädliche (giftige) Eigenschaften besitzen.

Kaum ein einziger Nahrungsstoff wird für sich allein, fast alle werden in gewissen natürlichen Gemengen, den Nahrungsmitteln, genossen; es sind meist pflanzliche oder tierische Gewebe oder Teile von solchen. Auch diese werden meist noch künstlich mit einander vermischt und, teils zur leichteren Verdauung, teils zur Erhöhung des Wohlgeschmacks, auf mannigfache Weise zubereitet, gelockert, extrahiert, chemisch verarbeitet u. dgl.

Bei der Mischung von Nahrungsmitteln zu Speisen erfolgt meist Zufügung eines sog. Gewürzes, d. h. eines Stoffes, welcher durch gewisse reizende Eigenschaften zur reflektorischen Anregung der Absonderung von Verdauungssäften besonders geeignet ist; das gewöhnlichste Gewürz ist das Kochsalz.

Die anorganischen Nahrungsstoffe sind wesentlich Wasser und Salze. Die organischen Nahrungsstoffe stammen, wie alle organischen Stoffe, unmittelbar oder mittelbar aus der Pflanze, denn auch die organischen Tierbestandteile sind auf pflanzliche zurückzuführen, weil auch das fleischfressende Tier sich direkt oder jedenfalls in letzter Instanz von Pflanzenfressern nährt.

Während die Pflanzenstoffe nur zum geringsten Teile wirkliche Nahrungsstoffe sind, weil die wenigsten die oben angegebenen Bedingun-

gen erfüllen, müssen die von ihnen herstammenden Tierbestandteile zum größten Teile wieder als Nahrungsstoffe dienen können; indessen sind diese wieder um so wertlosere Nahrungsstoffe, je höhere Oxydationsstufen sie sind; so sind z. B. Harnstoff, Kreatin, Xanthin keine Nahrungsstoffe, da der Organismus sie nicht weiter oxydieren kann, sondern fast unverändert ausscheidet. Hiernach ist der S. 651 erwähnte Zusammenhang zwischen Nährwert und Verbrennungswärme begreiflich.

Für die theoretische Entscheidung, ob eine Substanz ein Nahrungsstoff sei, sind unsere jetzigen Kenntnisse des Stoffumsatzes und der synthetischen Fähigkeiten des Organismus (vgl. S. 631) nicht ausreichend. Man ist also durchaus auf die Erfahrung angewiesen, nämlich einerseits auf die Analyse der gebräuchlichsten Nahrungsmittel unter Berücksichtigung ihrer Ausnutzung, d. h. des nicht im Kot wiedererscheinenden Anteils, andrerseits auf die oben angeführten Wirkungen der Stoffe auf den Stoffverlust des Körpers.

So ergeben sich als wichtigste Nahrungsstoffe: 1. Wasser; 2. Mineralstoffe, von welchen besonders Natrium, Kalium, Kalzium, Eisen, Phosphorsäure und Chlor vertreten sein müssen; 3. Eiweißstoffe; 4. Fette; 5. Kohlehydrate. Die beiden letzteren können (vgl. S. 651) bei sehr starker Eiweißzufuhr entbehrt werden, und sich gegenseitig vertreten, sind aber wegen der Eiweißersparnis nützlich; eine ähnliche Bedeutung hat auch Leim und Kollagen; alle diese Stoffe können jedoch das Eiweiß nicht entbehrlich machen.

c. Funktionelle Einteilung der Nahrungsstoffe.

Von großer Wichtigkeit wäre es, zu wissen, ob bestimmte Zwecke und Leistungen des Organismus bestimmte Nahrungsstoffe erfordern. Von diesem Gesichtspunkt aus sind verschiedene Einteilungen der letzteren versucht worden. Als plastische Nahrungsstoffe wurden die für den Gewebsaufbau und -Ersatz unentbehrlichen Eiweißstoffe, als respiratorische die nur zur Verbrennung bestimmten N-freien Fette und Kohlehydrate bezeichnet (Liebig). Obwohl auch die Fette am Gewebsaufbau teilnehmen, und andrerseits auch die Eiweißstoffe der Verbrennung direkt anheimfallen und Fette sowie Kohlehydrate (Glykogen?) als Spaltungsprodukt liefern, ist doch insofern etwas Richtiges an dieser Einteilung, als die Eiweißstoffe eine stabilere und vorzugsweise zum Gewebsbestandteil bestimmte Körpersubstanz darstellen, so daß besonders beim Wachstum das Eiweiß eine relativ größere Bedeutung gewinnt. Die Frage, ob die Muskelarbeit eine besondere „dynamogene“ Nahrung,

nämlich Eiweiß erfordert, während die übrigen („respiratorischen") Nährstoffe nur „thermogen" sind, ist S. 171 f. erörtert.

d. Quantitativer Nahrungsbedarf.

Ueber die notwendige tägliche Menge der einzelnen Nahrungsstoffe für den Menschen lassen sich keine allgemeingültigen Zahlen, etwa pro Kilo Körpersubstanz aufstellen, weil erstens der Organismus sich innerhalb gewisser Grenzen mit den verschiedensten Kostmaßen ins Gleichgewicht setzen kann (S. 649 f.), zweitens die zur Erhaltung eines gewissen Gleichgewichtszustandes erforderliche Nahrungsmenge von der Mischung der Nährstoffe abhängt, drittens der Nahrungsbedarf sehr wesentlich durch Konstitution, Leistungsgröße, Temperatur, Klima u. s. w. bedingt wird, endlich bei noch wachsenden Individuen der Bedarf ein anderer ist als bei ausgewachsenen.

Man kann also höchstens aus einer großen Anzahl von Beobachtungen annähernd normal ernährter Individuen ein mittleres Kostmaß entnehmen, welches keineswegs eine normative Bedeutung hat. So ergibt sich z. B. für 24 Stunden in g (im wesentlichen nach Voit zusammengestellt):

Individuum	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	N	C	Autor
28j. Arbeiter (70 Kilo) . .	137	72	352	19,5	283	Pettenkofer & Voit.
Derselbe bei der Arbeit .	137	173	352	19,5	356	„
36j. Dienstmann	133	95	422	21	331	Forster.
40j. Schreiner	131	68	494	20	342	„
Junger Arzt	127	89	362	20	297	„
„ „	134	102	292	21	280	„
Kräftiger alter Mann . . .	116	68	345	—	—	„
Erwachsener, Normalration	130	—	—	20	310	Payen.
„ „	119	51	530	18	337	Playfair.
Mann bei mittlerer Arbeit	130	40	550	20	325	Moleschott.
„ „ „ „	120	35	540	19	331	Wolff.
Soldat, leichter Dienst . .	117	35	447	18	288	Hildesheim.
„ im Felde	147	44	504	23	336	„
Niederländische Soldaten .	100	—	—	16	51	Mulder.
Mecklenburgische „ .	113	54	552	18	349	Studemund.

Als Mittelwerte werden angegeben:

	Forster.	Voit.
Wasser . . .	2945,9	—
Eiweiß . . .	131,2	118
Fette	88,4	—
Kohlehydrate .	392,3	—
Stickstoff . .	20,3	18,3
Kohlenstoff . .	312,2	328

Die letzteren 18,3 g N und 328 g C könnten repräsentiert sein (Voit) durch:

18,3 g N =		328 g C =	
Käse	272 g	Speck	450 g

18,3 g N =			328 g C =		
Erbsen	520	g	Mais	801	g
Mageres Fleisch .	538	"	Weizenmehl . . .	824	"
Weizenmehl . . .	796	"	Reis	896	"
Eier (18 Stück) .	905	"	Erbsen	919	"
Mais	989	"	Käse	1160	"
Schwarzbrot . .	1430	"	Schwarzbrot . .	1346	"
Reis	1868	"	Eier (43 Stück) .	2231	"
Milch	2905	"	Mageres Fleisch .	2620	"
Kartoffeln . . .	4575	"	Kartoffeln . . .	3124	"
Speck	4796	"	Milch	4652	"
Weißkohl . . .	7625	"	Weißkohl . . .	9318	"
Weiße Rüben . .	8714	"	Weiße Rüben . .	10650	"
Bier	17000	"	Bier	13160	"

1300—1400 g Schwarzbrot wären also etwa eine Normalration.

Der mittlere Brotkonsum für Deutschland (Kinder mitgerechnet) beträgt pro Individuum und Tag 509 g, d. i. 27,5 pCt. der Gesamtnahrung, und die darin enthaltenen Kohlehydrate 65 pCt. der Gesamtkohlehydratzufuhr (Engel).

Der Wasserbedarf ist in besonders hohem Grade von der perspiratorischen Wasserausscheidung, sowie von etwaigen harnvermehrenden Umständen (S. 584 f.) abhängig. In ersterer Hinsicht ist besonders anzuführen, daß Wärme, Trockenheit und Bewegung der Luft, reichlicher Blutzufluß zur Haut (tote Haut verdunstet nur $^1/_6$ bis $^1/_5$ soviel als lebende, Erismann), und Schweißsekretion die Wasserverdunstung steigern, in letzterer, daß Salzgenuß, Diabetes, Affekte die Harnabsonderung vermehren. Bei Polyurie ist unstillbarer Durst vorhanden. Auch intestinale Wasserverluste (Diarrhoen) steigern den Wasserbedarf.

Als täglicher Eisenbedarf für den erwachsenen Menschen werden 0,14—0,16 mg pro Kilo Körpergewicht angegeben (v. Hösslin).

Bei Kindern ist der absolute Nahrungsbedarf natürlich entsprechend geringer, und für gleiche Altersstufe ungefähr dem Körpergewicht proportional (Sophie Hasse). Aus den Mittelzahlen der vorliegenden Bestimmungen (Camerer, Uffelmann, Hasse) ergibt sich als Konsum pro Kilo Körpergewicht:

Kinder von	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate
$1^1/_2$— $2^1/_4$ Jahren .	4,3	3,5	8,9
$2^1/_2$— $4^1/_4$ " .	3,5	3,0	8,4
$4^3/_4$— $5^3/_4$ " .	3,7	3,0	10,6
$8^1/_2$— $9^1/_3$ " .	2,7	2,5	8,1
$10^1/_2$—$11^1/_4$ " .	2,6	2,2	8,7
(Erwachsene ca.	1,8.	1,2	5,2)

Es bestätigt sich also der schon S. 654 f. gezeigte Einfluß der Körpergröße und des Lebensalters.

Die Gesamtmenge der Nahrung ist bei vegetabilischer Kost, durch deren großen Gehalt an unverdaulichem Ballast, beträchtlich größer als bei animalischer.

Infolgedessen nimmt der Kot der Pflanzenfresser fast die Hälfte der Gesamtausgabe ein (Pferd 40—50 pCt., Valentin, Boussingault; Kuh 34,4 pCt., Boussingault); der der Fleischfresser ist dagegen sehr unbedeutend (Katze 1 pCt., Bidder & Schmidt); der der Omnivoren steht in der Mitte (Mensch 4—8 pCt., Valentin, Barral, Hildesheim; Schwein 19,9 pCt., Boussingault).

e. Die wichtigsten Nahrungs- und Genußmittel.

1. *Trinkwasser*, enthält außer Wasser stets gelöste Salze, besonders Kalziumkarbonat und Kalziumsulfat, ferner Gase, besonders Luft und Kohlensäure, durch welche das Kalziumkarbonat gelöst ist. Die „Härte" des Wassers ist durch den Gehalt an Kalksalzen bedingt.

2. *Fleisch* (Muskeln), enthält außer Wasser und Salzen (bes. Kalisalze) von wesentlicheren Nahrungsstoffen mehrere teils lösliche, größtenteils aber unlösliche Eiweißkörper, leimgebendes Gewebe, wenig Lezithin, Fette, außerdem einige „Extraktivstoffe", welche teils wohlschmeckend sind (Osmazom), teils schwach aufregende Wirkungen zu haben scheinen (Kreatin etc.). — Es wird genossen: 1) roh; 2) mit Wasser gekocht; das Extrakt, die Fleischbrühe, enthält hauptsächlich Leim, die Extraktivstoffe, die Salze (welche durch ihren Kaligehalt der konzentrierten Brühe eine erhebliche Wirkung auf das Herz verleihen, Kemmerich), und etwas oben schwimmendes Fett; die Eiweißkörper sind im heißen Wasser unlöslich, und bleiben vollständig im Fleisch, wenn dieses sofort mit heißem Wasser behandelt wird; wenn nicht, so geht das Albumin in das Wasser über, gerinnt aber beim Erhitzen (Klärungsgerinnsel) und wird als „Schaum" entfernt; — das rückständige Fleisch enthält noch die meisten nahrhaften Bestandteile (fast das ganze Eiweiß und Kollagen, im erstgenannten Falle auch das Albumin), aber nur wenig Extraktivstoffe und Salze; 3) gebraten, d. h. ohne oder mit möglichst wenig Flüssigkeit (Wasser oder Fett) stark erhitzt; so zubereitet behält das Fleisch seine sämtlichen Bestandteile, und es entstehen, besonders an der Oberfläche, einige braune, empyreumatische, angenehm riechende und schmeckende Stoffe.

3. *Milch* (vgl. S. 594), enthält von Nährstoffen Eiweißkörper (Albumin, Kasein), Fette (Butter), wahrscheinlich Lezithin, ferner Kohlehydrate (Milchzucker), alle drei Gruppen in ziemlich gleicher Vertretung, ferner Wasser und sehr viel Salze (über diese s. S. 596). Sie wird frisch oder sauer genossen; ferner die für sich dargestellte Butter; endlich der Käse, d. h. das durch spontane Säuerung der Milch oder durch Magensaft (Labmagen von Kälbern) ausgefällte Kasein, welches den größten Teil der Fette in sich einschließt; beim Aufbewahren wird der Käse durch das S. 596 besprochene „Reifen" weich und durchscheinend. Ueber Molken s. ebendaselbst.

4. *Eier.* Das Weiße enthält eine konzentrierte Albuminlösung; der Dotter Eiweißkörper, viel Lezithin, Cholesterin und Fette, ferner Zucker. Beim Erhitzen koaguliert das Weiße kompakt, das Gelbe krümelig.

5. *Getreidekörner* (Weizen, Roggen, Mais, Gerste, Reis, Hafer u. s. w.) enthalten Eiweißkörper (Albumin, Kleber, Pflanzenfibrin, in Wasser unlöslich), ein Albu-

minoid (Pflanzenleim), Lezithin, Spuren von Fett, in großer Menge Stärke, daneben, besonders im Keimungszustand, ein zuckerbildendes Enzym (Diastase). Das zermahlene und von der Rinde (Kleie) befreite Getreide, das Mehl, wird hauptsächlich zur Bereitung des Brotes verwandt. Beim Anrühren des Mehls mit Wasser entsteht eine durch den Kleber zähe Masse, der Teig, welchen man auf irgend eine Weise lockert und zwar meist durch Kohlensäureentwicklung, indem man im Teige erst einen Teil der Stärke durch die Diastase in Dextrin und Zucker übergehen läßt und letzteren danach durch Zusatz von Hefe oder Sauerteig (hefehaltige Teigreste) in alkoholische Gärung überführt. Der gelockerte Teig wird dann (auf etwa 200°) erhitzt, wobei zugleich der Alkohol entweicht. Auch Backpulver, welche Kohlensäure entwickeln (Brausepulver) oder sich ganz verflüchtigen (Ammoniumkarbonat), werden verwendet; oder man treibt künstlich Kohlensäure in den Teig ein. — Ein anderes Getreideprodukt ist das Bier, ein wässeriges Dekokt gekeimten und erhitzten, daher sehr dextrin- und zuckerreichen Getreides (Malz); das Dekokt wird durch Hefe in alkoholische Gärung übergeführt. Das Bier enthält hauptsächlich Dextrin, Alkohol, zugesetzte Bitterstoffe (Hopfen) und absorbierte Kohlensäure; es ist das alkoholärmste der berauschenden Getränke (2—8 pCt.). Durch Destillation des Bieres und ähnlicher gegorener Getreide- oder Kartoffel-Dekokte (Schlempen) erhält man alkoholreichere Getränke (Branntwein, s. unter 8).

6. *Leguminosenfrüchte* (Erbsen, Bohnen, Linsen u. s. w.), enthalten viel Eiweißstoffe (Legumin), außerdem Lezithin und Stärke. Sie werden meist gekocht genossen, wobei die Stärke zu Kleister aufquillt; zur Brotbereitung eignen sie sich nicht, weil sie wegen des Mangels an Kleber keinen zähen Teig geben.

7. *Kartoffeln*, enthalten neben sehr wenig Eiweiß hauptsächlich Stärke.

8. *Zuckerhaltige Früchte (Obst),* enthalten Zuckerarten, Dextrin, Pflanzengallerte, sehr wenig Eiweiß, ferner organische Säuren (Weinsäure, Aepfelsäure, Zitronensäure u. s. w.). Viele, besonders die Weintrauben, liefern durch Gärung des ausgepreßten Saftes alkoholische Getränke, Weine (5—17 pCt. Alkohol). Durch Destillation gegorener Fruchtsäfte und anderer Zuckerlösungen, z. B. Melasse, Schlempen (s. oben), erhält man Branntweine, welche bis zu 77 pCt. Alkohol (Rum), und außerdem ätherische Oele, Aetherarten, Bittermandelöl und Blausäure (Kirschwasser) und andere flüchtige Substanzen enthalten. Mit Zucker und anderen Zusätzen versetzte Branntweine heißen Liköre.

9. *Grüne Pflanzenteile* (Blätter, Stengel u. s. w.) und *Wurzeln* enthalten hauptsächlich Stärke, Dextrin, Zucker, wenig Eiweißstoffe.

Alle pflanzlichen Nahrungsmittel enthalten der Hauptsache nach Zellulose, welche für Menschen und Fleischfresser völlig oder beinahe unverdaulich, für Pflanzenfresser aber möglicherweise ein sehr wertvoller Nahrungsstoff ist (vgl. S. 621).

Als Genußmittel bezeichnet man eine Anzahl Substanzen, welche nicht zum Ersatz von Stoffverlusten dienen, sondern wegen ihres angenehmen Geschmackes (wodurch auch die Verdauung befördert wird, Gewürze, vgl. S. 660) oder wegen aufregender Wirkungen ziemlich allgemein genossen werden; hierher gehören die alkoholischen Getränke, der Kaffee, Tee u. s. w.

Die graphische Uebersicht Fig. 217, welche der viel vollständigeren Tafel von J. König entnommen ist, gibt eine Vorstellung der quantitativen Zusammensetzung der wichtigsten Nahrungsmittel.

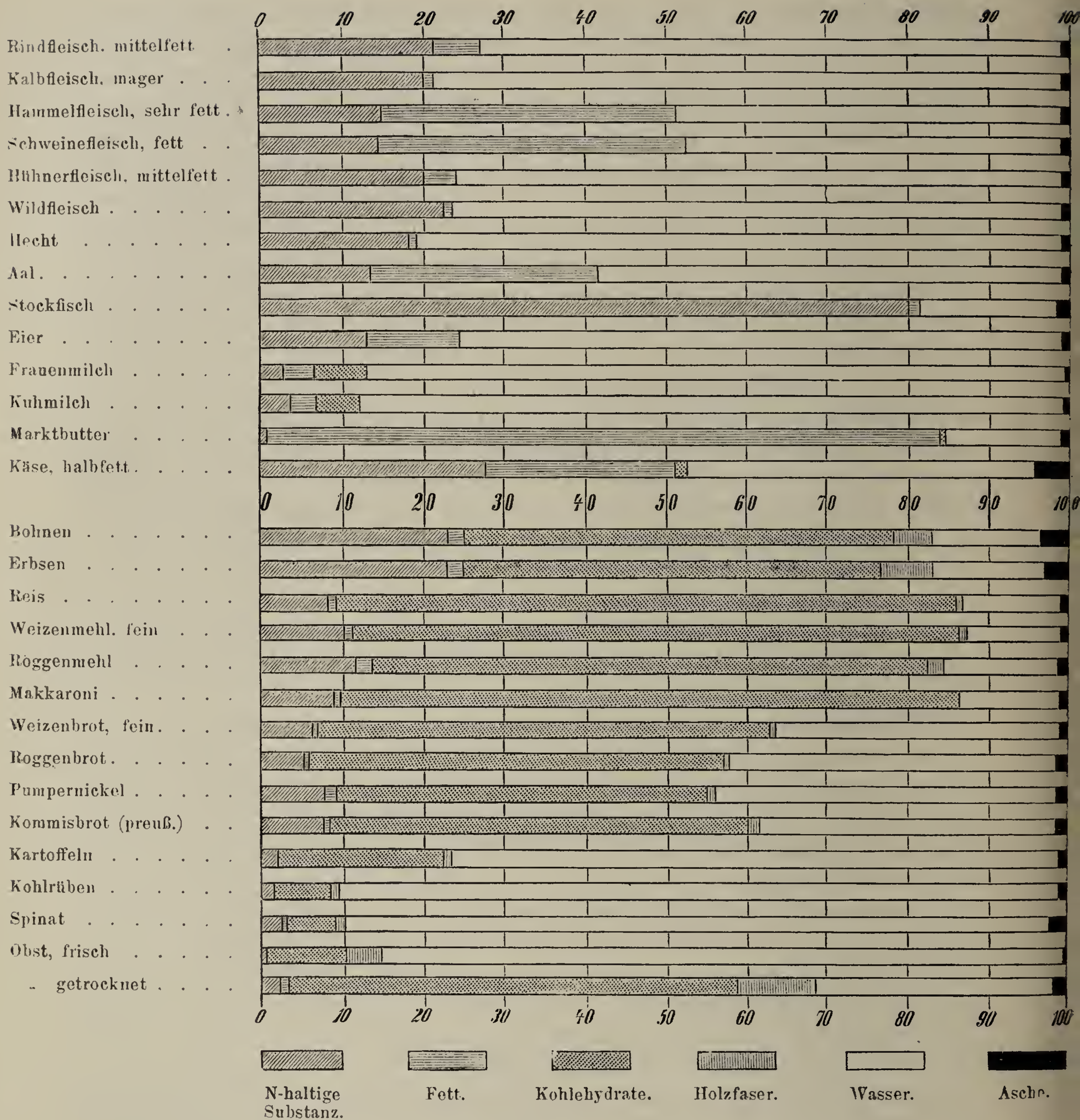


Fig. 217.

Dreizehntes Kapitel.

Die Wärmebildung und die Temperatur des Körpers.

Geschichtliches. Die Alten leiteten die hohe Eigenwärme des Menschen und der höheren Tiere von einer besonderen, nicht weiter erklärten Eigenschaft des in den Adern enthaltenen πνεῦμα oder auch des Herzens selbst her, welche sie als einge-

pflanzte Wärme (ἔμφυτον θερμόν) bezeichneten. Erst nach Erfindung des Thermometers durch Galilei (um 1595) wurde der Wärmegrad des Körpers genauer bestimmt, und seine Konstanz und Unabhängigkeit von äußeren Umständen beobachtet. Ueber die Quelle der tierischen Wärme begannen jetzt zahlreiche Spekulationen, welche größtenteils an die damals bekannt gewordenen chemischen Wärmebildungen (beim Zusammenbringen von Säuren und Basen, bei Gärungsprozessen etc.) anknüpften. Die enge Verknüpfung zwischen Wärme und Blutbewegung, die Abkühlung der Leiche und zirkulationsloser Glieder ließ das Blut als den eigentlichen Wärmeträger erscheinen, und die Frage gestaltete sich nun dahin, woher das Blut seine Wärme empfange. Den vielfach behaupteten Ursprung aus dem Herzen widerlegte Haller, indem er zeigte, daß das Herz nicht wärmer ist als die übrigen Eingeweide. Wahrscheinlicher war Boerhave's Ansicht, daß die Reibung des Blutes in den Gefäßen die Wärme bilde; Haller jedoch erklärte diese Wärmequelle für nicht hinreichend groß, und auch mit der Geringfügigkeit der Wärmebildung bei Kaltblütern nicht vereinbar. — Erst nachdem Lavoisier die tierische Oxydation erkannt hatte (vgl. S. 524), war das Rätsel der Lösung nahe, und Lavoisier selbst war nur noch inbezug auf den Ort der Wärmebildung im Unklaren, da er dieselbe mit der ganzen Oxydation in die Lunge verlegte. Höchst bewundernswürdig ist es, daß Lavoisier auch die ersten kalorimetrischen Versuche (1780) anstellte, und die gebildete Wärme mit der nach seiner Theorie aus dem Gaswechsel sich berechnenden verglich. Die in diesen, sowie in Dulong's und Despretz's analogen Untersuchungen (1823) sich ergebenden Abweichungen hätten vielleicht von der Beibehaltung der Theorie abgeschreckt, wenn nicht namentlich Liebig die Ursachen aufgedeckt hätte, so daß diese Untersuchungen für das Prinzip der Erhaltung der Kraft eine wesentliche Stütze lieferten (R. Mayer, 1842). Die letzten Jahrzehnte haben, abgesehen von dem bestimmten Nachweise des Sitzes der Wärmebildung in den Geweben, sowie der Entdeckung der funktionellen Wärmebildung der Muskeln (Helmholtz 1848), besonders die Wärmeregulation näher kennen gelehrt, vor allem durch die Entdeckung der Gefäßnerven (Bernard 1851) und die Studien über den Gaswechsel (Ludwig 1866, Pflüger 1875).

1. Die Temperaturen des Körpers.

a. Warmblüter und Kaltblüter.

Dringt man mit dem Gefäße eines Thermometers möglichst tief in die Körpermasse ein (s. unten), so findet man beim Menschen, den Säugetieren und Vögeln eine hohe, sehr konstante, von derjenigen der Umgebung fast unabhängige Temperatur; man nennt daher diese Organismen warmblütig oder gleichmäßig warm (homoiotherm). Bei den übrigen Tieren dagegen ist die Temperatur durchaus von derjenigen der Umgebung abhängig, obwohl auch bei ihnen selbständige Wärmebildung nachweisbar ist; man nennt sie daher kaltblütig oder wechselwarm (poikilotherm).

b. Messung und Verteilung der Temperatur beim Warmblüter.

Die Temperatur der äußersten Körperoberfläche des Warmblüters muß notwendig stets gleich derjenigen der unmittelbar anliegenden Schicht des

umgebenden Mediums sein, welches fast stets, auch im heißesten Sommer, kühler ist als die innere Körpermasse. Die Temperatur nimmt also von der Oberfläche zum Inneren des Körpers zu, aber schon in mäßiger Tiefe ist eine unabhängige Körpertemperatur vorhanden. Zum Eindringen in diesen Bereich eignet sich die Einführung des Thermometers in den Mastdarm, in die Scheide, weniger die Mundhöhle; ein der Oberfläche etwas nahe gelegener und deshalb etwas kühlerer, aber sehr bequemer Meßort ist die sorgfältig durch passende Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle. Bei Tieren kann man durch die Jugularvene in den rechten Vorhof und selbst in die Cava inferior, durch die Karotis in die linke Kammer, geeignete Thermometer einführen.

Von sonstigen Meßmitteln ist noch zu erwähnen: die Einführung von kleinen Maximumthermometern, d. h. mit Quecksilber gefüllten Glaskörpern, in Darm oder Blutgefäße; die durchlaufene Maximaltemperatur ist diejenige, welche nachher nötig ist, um das noch vorhandene Quecksilber wieder bis an die Mündung auszudehnen (Kronecker); ferner die schon 1731 von Hales benutzte Einführung des Thermometers in den Harnstrahl, am besten eines Maximumthermometers (Oertmann). — Zur Vergleichung zweier Temperaturen ist die bolometrische und die thermoelektrische Methode sehr geeignet (**114**, **129**).

Die Messungen ergeben beim erwachsenen Menschen im Mittel im Mastdarm 37,5°, in der Achselhöhle 37°. Bei großen Säugetieren ist die Körpertemperatur ähnlich oder etwas niedriger, bei kleinen höher, bis gegen 40°. Bei Vögeln dagegen liegt sie stets über 40°, und kann bis 45° gehen.

Bei Affen ist die Temperatur im Mastdarm meist etwas niedriger als in der Achselhöhle (J. Davy, Simpson), beim Menschen im Harnstrahl etwa 0,2° höher als im Rektum. Beim Hahn ist die Kloakentemperatur höher als bei der Henne; bei ersterem über 42, bei letzterer über 41° (Féré).

Den Uebergang zu den Kaltblütern bilden die Monotremen (Schnabeltiere u. a.), deren Innentemperatur nur 30° und sehr inkonstant ist (Micluho-Maclay, Semon), ferner die winterschlafenden Säuger.

Von den inneren Organen, deren Temperaturen ziemlich übereinstimmen, wird den Muskeln und Drüsen, besonders der Leber, die höchste Temperatur zugeschrieben, namentlich im Zustande ihrer Tätigkeit. Ueber die Temperatur im Herzen s. unten S. 678. Im Magen nehmen eingeführte Substanzen schnell die Körpertemperatur an.

Die Temperatur der Haut (die Achselhöhle kommt natürlich hier nicht in Betracht) ist stets niedriger als die des Körperinnern, und wie schon erwähnt sehr von der Umgebungstemperatur, außerdem von der Bekleidung (S. 681) abhängig. Auch schwankt sie ungemein durch zirkulatorische Verhältnisse; sie steigt durch reichlicheren und sinkt

durch spärlicheren Blutzufluß, und kann als Maß für die Geschwindigkeit des kutanen Blutstroms, also namentlich für die Weite der Hautgefäße benutzt werden (S. 516). Die Hitze entzündeter Hautstellen ist niemals über der Blutwärme, rührt also nur von Hyperämie her (Hunter). Die näheren Bedingungen der Temperatur einzelner Hautstellen (Nerveneinfluß, Lage des Gliedes etc.) ergeben sich also aus der Kreislaufslehre.

c. Temperatur der Kaltblüter.

Reptilien, Amphibien, Fische und wirbellose Wassertiere sind nicht merklich wärmer als ihre Umgebung, wenn sie längere Zeit darin verweilt haben (Soetbeer, Isserlin). Daß aber auch sie selbständig Wärme produzieren, zeigt sich darin, daß Wasser, welches Frösche oder Krebse enthält, stets merklich wärmer ist, als daneben unter gleichen Umständen aufbewahrtes Wasser an sich; die Differenz steigt mit der absoluten Temperatur; sie ist z. B. nur 0,1—0,2° bei 4—5°, dagegen fast 1° bei Zimmertemperatur, über 3° bei 35°: die eigene Wärmeproduktion wächst also mit der Temperatur (Isserlin).

In Bienenkörben ist die Temperatur oft bis 20° höher als in der Umgebung. Dies beruht nicht ausschließlich auf Bewegung und Reibung; denn auch isolierte Insekten sind (thermoelektrisch verglichen) wärmer als ihre Umgebung; Mollusken und Würmer dagegen nicht (Isserlin).

d. Abhängigkeit der Innentemperatur von äußeren und funktionellen Einflüssen.

Die Innentemperatur des Warmblüters ist, wie schon erwähnt, ungemein konstant. Die vorkommenden geringen Schwankungen durch funktionelle Einflüsse kompensieren sich dergestalt, daß die tägliche Mitteltemperatur fast genau die gleiche ist (Jürgensen, H. Jäger). Folgende Einflüsse sind beobachtet:

1. Die Temperatur der Umgebung. Während der nackte Mensch der Umgebungstemperatur ziemlich schutzlos preisgegeben ist, zeigt der genügend Bekleidete, sowie die durch ihre Behaarung resp. Befiederung bekleideten Tiere, nur einen äußerst geringen Einfluß der Außentemperatur (Bonnal). Jedoch gilt dies nur innerhalb gewisser Grenzen, welche für die Tierarten verschieden liegen. Der sehr geringe Einfluß des Klimas (J. Davy) wird neuerdings bestritten (Boileau, Pinkerton), so daß also die regulierenden Einflüsse (s. unten) beim Menschen, welcher Kleidung und Heizung zur Verfügung hat, für Intervalle von ± 56°, also 112 Graden, sich ausreichend erweisen.

2. Die Nahrung. Die Temperatur genossener heißer oder kalter

Substanzen hat einen ähnlichen geringen Einfluß wie die Außentemperatur. Außerdem aber existiert ein geringer temperaturerhöhender Einfluß der Ernährung an sich, denn im Hungerzustand ist die Temperatur herabgesetzt, und ferner ein gleicher Einfluß der Verdauung.

3. Muskelbewegung bewirkt eine geringe Erhöhung der Körpertemperatur (J. Davy u. A.).

4. Geistige Anstrengung und Aufregung soll die Temperatur erhöhen (J. Davy).

5. Die Tageszeit hat, auch bei Ausschließung von Verdauung und Bewegung, einen Einfluß auf die Temperatur. Das Minimum liegt nach Mitternacht und dauert bis 3 Uhr, nach Andern bis 7 Uhr früh; in unregelmäßiger Weise pflegt dann die Temperatur bis Nachmittag zu steigen, und zwischen 2 und 4 Uhr das Maximum zu erreichen, welches bis gegen 9 Uhr Abends anhält; dann Sinken bis nach Mitternacht. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum beträgt im Mittel 1,2° (H. Jäger).

Wie andere Tageskurven (S. 500, 655) hängt auch diese zum Teil von Mahlzeiten, Bewegung, Schlaf u. dgl. ab; jedoch ist sie auch bei Fastenden, wenn auch schwächer, bemerklich; Umkehrung der Lebensweise (Wachen in der Nacht, Schlafen am Tage) kehrt die Temperaturkurve nicht um (Benedict & Snell).

6. Bei chronisch Kranken, bei schwächlichen Konstitutionen und bei Greisen ist die Temperatur erniedrigt, bei Kindern und Frauen meist etwas höher als bei erwachsenen Männern.

2. Die Wärmeproduktion.

a. Größe derselben.

Die Wärmeproduktion des Organismus ist in Kalorien ausdrückbar, und durch Kalorimeter meßbar (Lavoisier). Das Kalorimeter mißt zunächst nur die vom Tiere ausgegebene Wärme; diese kann aber, wenn der Versuch lange genug dauert, der produzierten Wärme gleich gesetzt werden. Kurze Kalorimeterversuche sagen über die Wärmebildung Nichts aus.

Das genaueste Kalorimeter ist das Wasserkalorimeter (Crawford, Dulong, Despretz). Das Tier befindet sich in einem ganz von Wasser umgebenen Blechbehälter; die Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet; die Ableitung geschieht durch ein Schlangenrohr, damit die abströmende Luft ihre Wärme vollständig an das Wasser abgeben kann. Zweckmäßig wird der Luftstrom zugleich zur Gaswechselmessung benutzt. Das Wassergefäß muß mit schlechten Wärmeleitern umgeben sein. Die Fehler der mangelhaften thermischen Isolation kompensieren sich, wenn die Anfangstemperatur des Kalorimeterwassers so gewählt wird, daß sie um die Hälfte der zu erwartenden Zunahme unter der Außentemperatur liegt; in der zweiten Hälfte des Versuches wird dann soviel Wärme verloren, wie in der ersten gewonnen (Favre & Silbermann).

Das leichter zu handhabende Eiskalorimeter ist direkt nicht verwendbar, weil Warmblüter nicht dauernd bei 0° normal funktionieren können. Das Prinzip kann aber so modifiziert werden, daß die von einem Tiere erwärmte Luft mittels eines Ventilators einem Eiskalorimeter zugeführt wird (Marcet).

Statt der eigentlichen Kalorimeter, welche die abgegebene Wärme summieren und daher mit der Zeit immer wärmer werden, benutzt man neuerdings vielfach Vorrichtungen, welche man als Stationär-Kalorimeter bezeichnen könnte. Man umgibt den Tierbehälter mit einem Luftmantel und läßt dessen eingeschlossene Luft wie beim Luftthermometer auf ein Manometer wirken (d'Arsonval, Richet); beim Richet'schen Apparat besteht der Luftmantel aus einem langen Metallrohr, welches in Gestalt dichter Windungen selber die Wand des Tierbehälters bildet. Ist die Wärmeproduktion des Tieres, und ebenso der Wärmeverlust des Mantels an die Umgebung stationär, so nimmt der Luftmantel eine stationäre Temperatur an, welche bei konstanter Umgebungstemperatur um so höher ist, je größer die Wärmeproduktion des Tieres. Letztere kann aber hier nicht unmittelbar, sondern nur indirekt durch Graduierung des Apparats mittels einer konstanten Wärmequelle (Flamme) bestimmt werden. Brauchbar werden aber diese Vorrichtungen erst durch Eliminierung des Einflusses der Außentemperatur, indem man im gleichen Raume einen zweiten leeren Apparat aufstellt, und die Luftmäntel beider auf ein Differentialmanometer wirken läßt (J. Rosenthal). Fig. 218 stellt schematisch einen solchen Apparat dar: *A*, *A'* sind die Experimentierräume (*A'* leer), *B*, *B'* die Luftmäntel. *M* das Manometer (mit Petroleum gefüllt). *C*, *C'* ist ein zweiter Luftmantel, zur Verminderung der äußeren Wärmeabgabe. Der Deckel *D*, *D'* hat ebenfalls einen Luftraum, der mit *B*, *B'* kommuniziert. Luftdichter Schluß von *A* ist nicht erforderlich; man kann auch den Deckel entfernen, und z. B. einen Arm in *A* einführen, indem man die Oeffnung mit schlechten Wärmeleitern verpackt. Statt der Graduierung (s. oben) kann man im Vergleichsraum *A'* eine regulierbare Wärmequelle (durchströmte Drahtspirale, Wasserstoffflamme) anbringen, und so regulieren, daß das Differentialmanometer auf Null bleibt; die direkt bestimmbare Wärmeproduktion in *A'* ist dann gleich der in *A* (Butte & Deharbe, Haldane).

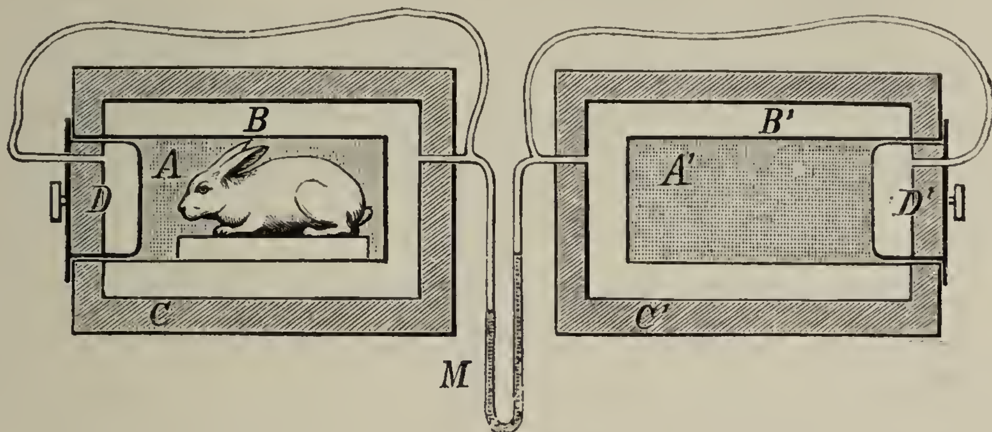


Fig. 218.

Eine andere Art von Stationärkalorimetern (Kompensationskalorimeter von d'Arsonval und Lefèvre) beruht darauf, daß ein das Tier einschließender Wassermantel sich selbsttätig durch Zufluß kalten Wassers auf konstanter Temperatur hält, und der Zufluß registriert wird. Das Anemokalorimeter von d'Arsonval ist ein über den Menschen gestülpter unten offener Zylinder; der durch die Erwärmung entstehende aufsteigende Luftstrom entweicht oben und dreht ein Anemometer, dessen Geschwindig-

keit registriert wird. — Für einzelne Glieder des Menschen kann allenfalls die Erwärmung eines sie umgebenden Wasserbades kalorimetrisch verwertet werden.

Die Wärmeproduktion der Warmblüter ist dem Körpergewicht nicht proportional, sondern bei kleineren Tieren größer. Sie beträgt z. B. bei kleinen jungen Hunden pro Stunde und Kilo im Mittel 6,44 Kalorien (Dulong), dagegen bei erwachsenen Hunden im Mittel nur 2,5 bis 2,7 Kal. (Senator, J. Rosenthal), bei Kaninchen 5,6 Kal. (Rosenthal). Zum Vergleich sei angeführt, daß für den Menschen durch Rechnung (s. unten) die Zahl von 1,388 Kal. gefunden worden ist (Helmholtz). Die Wärmeproduktion eines Mannes von 75 Kilo wäre hiernach ca. $^1/_6$ Pferdekraft äquivalent. Direkte Bestimmungen ergaben für Erwachsene 81—137 Kal. p. Stunde (Marcet & Floris).

Bei derselben Tierart ist die Wärmeproduktion annähernd der Oberfläche proportional, welche ja auch für den Wärmeverlust hauptsächlich maßgebend ist (C. Bergmann, Immermann u. A.), oder, was etwa dasselbe ist, dem Quadrate der Kubikwurzel aus dem Körpergewicht (vgl. S. 297). Dies bestätigt sich durch folgende Tabelle für den Hund (Rubner):

Hund von	Wärmeproduktion in 24 Stunden für	
	1 Kilo Körpergewicht	1 Quadratmeter Körperoberfläche
31,2 kg . .	38,18 Kal.	1109 Kal.
19,4 „ . .	44,37 „	1153 „
9,61 „ . .	61,19 „	1112 „
6,50 „ . .	68,06 „	1188 „
3,19 „ . .	90,90 „	1252 „

Auf den Quadratmeter Oberfläche ergibt sich demnach für den Hund eine mittlere tägliche Wärmeproduktion von 1143 Kal. Für das Kaninchen ist die entsprechende Zahl 707, für das Huhn 892 (Rubner). Für den Menschen findet Langlois mit anscheinend unzureichendem Verfahren 192 (8 p. Stunde); aus den unten angegebenen Helmholtzschen Werten würde sich, wenn man pro Kilo Körpergewicht 287 cm² Oberfläche annimmt, ergeben 1160,7. Andere (z. B. E. T. Reichert) finden, daß die Wärmeproduktion mehr dem Körpergewicht als der Oberfläche proportional ist. — Das Verhältnis von Oberfläche und Körpergewicht ergibt sich aus folgender Tabelle (Rubner).

Tierart	Oberfläche pro kg in cm²
Frosch . .	3059
Ratte . .	1650
Huhn . .	1014
Kaninchen .	946
Hund . .	726—344
Mensch . .	287

b. Die Quellen der tierischen Wärme.

1) Die tierischen Verbrennungsprozesse.

Seitdem man weiß, daß im tierischen Organismus ein beständiger Verbrennungsprozeß stattfindet, lag es nahe, diesem Prozeß die Erzeugung der tierischen Wärme zuzuschreiben. Diese Herleitung wird wesentlich unterstützt durch die Tatsache, daß die Kaltblüter einen sehr wenig energischen Verbrennungsprozeß haben (S. 533. 655), und ähnlich auch die Winterschläfer.

Zur absolut sicheren Feststellung aber müßte gezeigt werden, daß wirklich die von einem Tiere produzierte Wärmemenge gleich ist der aus den gleichzeitigen Umsatzprozessen sich ergebenden Verbrennungswärme. Hierzu würde genügen, die verbrannten Substanzen und deren Verbrennungswärme zu kennen, da die Zwischenstufen, auf welchen die Verbrennung Halt macht, keinen Einfluß auf die resultierende Verbrennungswärme haben können, sondern nur Anfangsstoffe und Endprodukte des ganzen Prozesses bekannt zu sein brauchen. Sind die Endprodukte nicht die der vollständigen Verbrennung, so ist ihre Verbrennungswärme von der vollständigen Verbrennungswärme der Anfangsstoffe in Abzug zu bringen. Aber es ist bisher unmöglich gewesen, die in dem Zeitraum eines kalorimetrischen Versuches stattfindenden chemischen Umsetzungen auch nur in ihren Anfangs- und Schlußwerten soweit quantitativ festzustellen, daß eine sichere Berechnung der Verbrennungswärme stattfinden konnte.

Der früher, namentlich von Dulong und von Despretz eingeschlagene Weg, die Wärmebildung aus dem während des Versuches verzehrten Sauerstoff und der gebildeten Kohlensäure zu berechnen (der kalorimetrische Kasten diente zugleich als Respirationskasten), ist theoretisch unrichtig. Denn wenn man den nicht in der Kohlensäure wiedererscheinenden Sauerstoff als zur Verbrennung von Wasserstoff verbraucht ansieht (wobei schon die Oxydation von S, P etc. vernachlässigt wird), so ist doch bekanntlich die Summe der Verbrennungswärmen des verbrannten C und H keineswegs identisch mit der Verbrennungswärme der organischen Verbindungen. In der Tat zeigt sich die Wärmeproduktion z. B. den ausgeschiedenen CO_2-Mengen nicht proportional (Rosenthal), etwas mehr den verbrauchten O-Mengen (s. unten).

Immerhin ist jene Berechnung aus den Verbrennungsprodukten als eine erste Annäherung zu betrachten. Sie ergab über 90 pCt. der wirklich produzierten Wärmemengen, so daß die ausgesprochene Theorie, welche durch das Prinzip der Erhaltung der Energie gefordert wird, als experimentell bewiesen zu betrachten ist.

Seit die Verbrennungswärmen der wesentlichen Nährstoffe direkt ermittelt und die Kalorimeter verbessert sind, ist der Beweis noch verschärft worden (Rubner), so daß man, indem man die Quelle der tierischen Wärme theoretisch als sicher ansieht, umgekehrt die Verbrennungswärmen benutzt, um die Wärmeproduktion zu berechnen. Natürlich darf dabei nicht die eingeführte Nahrung zu Grunde gelegt werden, da deren Verbrennung der Aufnahme keineswegs parallel geht, sondern nur die aus den Bilanzversuchen ermittelten zersetzten Mengen von Eiweiß, Fett etc. (vgl. S. 647).

Da diese Mengen schwer zu bestimmen sind, so macht man sich zuweilen den Umstand zu Nutze, daß ein Quantum Sauerstoff annähernd das gleiche Quantum Wärme liefert, wenn es zur Verbrennung verschiedener organischer Stoffe verbraucht wird. Dies verdeutlicht folgende Tabelle, welche zugleich von den Verbrennungswärmen einiger Nährstoffe eine Vorstellung gibt:

Verbrannte Substanz	1 Kilo liefert Kalorien	1 Kilo verbraucht Sauerstoff g	Also erzeugt 1 g Sauerstoff Kalorien
Eiweiß (vollständig)	ca. 5700	ca. 1970	ca. 2,89
„ (bis zu Harnstoff)	„ 4870	—	—
Kohlehydrate	„ 4000	„ 1067	„ 3,75
Fette	„ 9200	„ 2930	„ 3.45

Rechnet man also für jedes Gramm verbrauchten Sauerstoffs 3—4 Kalorien, so genügt dies zu einer annähernden Schätzung der gebildeten Wärme. Im Tierkörper scheint der Wärmewert des Sauerstoffs noch konstanter zu sein (Pflüger u. A.).

Andere wärmebildende Prozesse als die Verbrennung, namentlich die Spaltung, kommen für die Gesamtrechnung nicht in Betracht, da sie nur intermediär sind und es hier lediglich auf die Endprodukte ankommt.

Neben den wärmebildenden kommen auch in sehr geringem Umfange wärmeverzehrende Prozesse im Körper vor, z. B. die Verflüssigung fester Nahrung, die Wasserverdunstung von der Oberfläche und die Abgabe der Kohlensäure. Diese Wärmeverluste müssen von der Produktion in Abzug gebracht, oder den Wärmeausgaben zugerechnet werden.

Da in allen Geweben, mit Ausnahme der Hornsubstanzen, oxydative Prozesse stattfinden, so hat auch die Wärmebildung in allen Organen ihren Sitz, wenn auch in sehr ungleichem Maße. Für Drüsen, sicherer für die Muskeln, ist ferner eine Steigerung der Wärmebildung bei der Erregung nachgewiesen. Auch ist direkt festgestellt, daß Muskelbewegung, Verdauung u. dgl. nicht nur die Temperatur, sondern auch die Wärmebildung steigern. Die wärmebildende Funktion der Leber (S. 668) zeigt

sich darin, daß sie und ihr Venenblut wärmer ist, als das zuströmende Arterienblut (E. Cavazzani).

2) Die Reibung.

Eine Wärmequelle, welche jedoch auf die besprochene chemische Quelle zurückführt, liegt in der Vernichtung mechanischer Arbeit durch Reibung. Bei jeder Muskelkontraktion reibt sich der Muskel im Inneren und an seiner Umgebung, es reiben sich die Knochen in den Gelenken, die Sehnen in ihren Scheiden, die Haut an den Kleidern. Die ganze Herzarbeit, deren Betrag S. 514 geschätzt ist, wird durch die Reibung des Blutes und dessen Reibung an den Gefäßwänden in Wärme verwandelt; ebenso die mechanische Atmungsarbeit durch die Torsion der Rippenknorpel, die Reibung der Luft in ihren Kanälen; die mechanische Verdauungsarbeit durch die Reibung des Darmes und des Inhaltes im Digestionskanal, u. s. f. Nimmt man hinzu, daß auch die galvanischen Ströme der erregten Muskeln etc. sich in ihr Aequivalent von Wärme umsetzen, so ergibt sich, daß die ganzen Leistungen des ruhenden Organismus schließlich in Gestalt von Wärme auftreten, also kalorimetrisch meßbar sind.

Ueber Einflüsse des Nervensystems auf die Wärmebildung s. unten.

3. Thermodynamik des arbeitenden Organismus.

Bei Muskelanstrengung kommt zu der Wärmeproduktion noch die nach außen abgegebene Arbeit hinzu, welche leicht in Kalorien umzurechnen ist (**9**). Die Summe dieser und der direkten Kalorien ist auch hier gleich der Verbrennungswärme der zersetzten organischen Verbindungen. Wie bei jeder Maschine kann man aber die Frage aufwerfen, welcher Teil der für die Arbeit aufgewandten Gesamtenergie als mechanischer Nutzeffekt auftritt, wobei zu beachten ist, daß nach dem zweiten Satze der mechanischen Wärmetheorie (**21**) nur ein Bruchteil der über den Ruhewert hinaus freiwerdenden Energie als mechanische Arbeit auftreten kann, so daß die bei der Muskelarbeit auftretende Wärmeproduktion als eine mechanische Notwendigkeit erscheint. Ist die kalorimetrisch gemessene Wärmeproduktion während der Arbeit um W Kalorien größer als für gleiche Zeit in der Ruhe, und L das Wärmeäquivalent der geleisteten äußeren Arbeit, so kann man die Größe $E = \frac{L}{W+L}$ als den ökonomischen Koëffizienten der tierischen Maschine betrachten. Beispielsweise hat man in Versuchen am Menschen $E = 0{,}17$—$0{,}19$, im Mittel 0,18 gefunden (Marcet & Floris).

Die mechanische Arbeit eines Menschen oder Tieres kann man direkt bestimmen,

wenn sie in Aufwindung eines Gewichtes, durch Kurbel- oder Tretradbetrieb, besteht. Praktischer ist es, ähnlich wie bei Dampfmaschinen, die Arbeit durch Bremsen zu messen, nach dem Prinzip des Prony'schen Zaumes, welches durch das Schema Fig. 219 veranschaulicht wird. Das Tretrad T oder die Kurbel K setzt die Axe A in schnelle Rotation; auf diese werden die Bremsklötze BB mittels der Schrauben ss so stark angepreßt, daß sie den Hebel H, der durch das Gewicht P kg beschwert ist, grade in der Schwebe halten, zwischen den Anschlägen kk. Würde das Gewicht P mit rotieren, so würde es, wenn A n Touren p. sek macht, und R Meter der Abstand des Punktes H von der Axe ist, in der Sekunde die Weglänge $2\pi nR$ Meter zurücklegen: die Arbeit wäre also $= 2\pi nRP$ kgm p. sek, oder $^1/_{75} . 2\pi nRP$ Pferdekräfte; dies ist also die gesuchte Leistung, welche der Apparat durch die Bremsung gerade kompensiert, d. h. in Wärme verwandelt. Nach diesem Prinzip, zum Teil mit selbsttätiger Regulierung des Bremsdruckes, sind verschiedene „Bremsergometer" zu physiologischen Zwecken konstruiert worden (Chauveau, Zuntz).

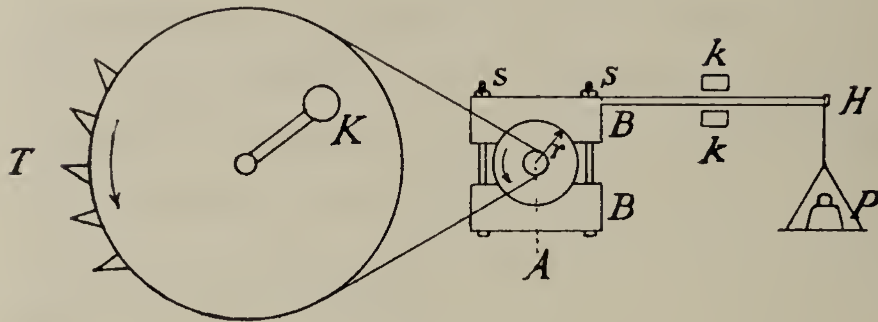


Fig. 219.

Wenn der Körper sich im Sinne der Schwerkraft bewegt (Absteigen auf Treppen, Bergen u. dgl.), so leistet er in gewissem Sinne *negative* Arbeit; die Energie der Fallarbeit wird auf ihn übertragen, und müßte als zugeführte Wärme kalorimetrisch nachweisbar sein, oder falls der Körper unter Erhaltung konstanter Temperatur seinen Verbrauch nach dem Bedarf reguliert, sich durch verminderte Zersetzung äußern. Ersteres wollen Einige in der Tat nachgewiesen haben (Hirn, Chauveau); es mischen sich aber komplizierende Umstände, z. B. die gleichzeitige horizontale Wegkomponente der zurückgelegten geneigten Bahnen, störend ein.

Das Absteigen läßt sich vergleichen mit der Tätigkeit eines Muskels, welcher ein Gewicht p um die Höhe h so herabläßt, daß keine Fallbeschleunigung eintritt. Die innere Arbeit, welche zur bloßen Erhaltung des Kontraktionszustandes auf mittlerer Höhe für gleich lange Zeit t nötig sein würde, sei At; dann ist für den Fall der Senkung die Arbeit der Schwere, d. h. ph in Abzug zu bringen, die Gesamtarbeit also $At-ph$. Würde das Gewicht umgekehrt um die gleiche Strecke *gehoben*, so wäre die Arbeit $At+ph$. Bei abwechselnder Hebung und Senkung ist sie also für jede Zeitperiode t gleich At, wie auch das Experiment bestätigt (S. 154). Dagegen ist es keine physikalische Notwendigkeit, daß der Muskel beim Senken des Gewichtes neben der At äquivalenten auch die ph äquivalente Wärmemenge zeigt und entsprechend wärmer wird; vielmehr wird er wahrscheinlich die ph entsprechende Energie durch verminderten Umsatz sparen. Vollends wäre es ein Irrtum anzunehmen, daß beim Absteigen, auch abgesehen von der Horizontalkomponente des Weges, keine positive Arbeit geleistet wird, da die Muskeln zur Herablassung des Gewichts viel innere Arbeit durch Dauerkontraktion zu leisten haben. Schwerlich wird diese innere Arbeit durch die Arbeit der Schwere kompensiert.

4. Die Wärmeausgabe.

Den Wärmequellen stehen verschiedene Wärmeausgaben gegenüber, nämlich:

1. durch Strahlung von der Oberfläche des Körpers (s. unten);

2. durch Leitung: a) an die die Körperoberfläche berührenden Gegenstände, welche kälter als der Körper sind, also besonders Luft und Kleidung; b) an die inspirierte kalte Luft und die Nahrung, denen gleiche Mengen warmer Exkrete gegenüberstehen.

3. durch Verdunstung von den feuchten Schleimhäuten und der Haut, von letzterer besonders durch die Schweißabsonderung, welche, wenn die Außentemperatur der inneren nahe kommt, fast die einzige Wärmeausgabe darstellt.

Das Verhältnis der einzelnen Wärmeausgaben ergibt sich ungefähr aus folgenden Schätzungen für einen erwachsenen Mann (HELMHOLTZ):

	Kalorien in 24 Stunden	Prozente der ganzen Ausgabe
Erwärmung der Darmingesta . . .	70,157	2,6
Erwärmung der Atemluft	70,032	2,6
Verdunstung durch Atmung . . .	397,536	14,7
Strahlung, Leitung und Verdunstung von der Haut	2162,275	80,1
Summa der Ausgabe (= Einnahme):	2700,000	100,0

In dieser Schätzung ist die Summe von 2700 Kalorien (1,388 Kal. pro Kilo und Stunde) aus dem Gaswechsel (vgl. S. 673f.) mit Einführung einer erfahrungsmäßigen Korrektur berechnet, die drei ersten Summanden direkt geschätzt, und die Hautausgabe als Rest ermittelt. Der respiratorische Wärmeverlust gilt für 20° Lufttemperatur; bei 0° würde er auf das Doppelte steigen.

Eine experimentelle Trennung der Ausgabe durch Strahlung und durch Leitung ist kaum möglich, da man keine Hautflächen in luftleere Räume einführen kann. Annähernd hat man die Strahlung gemessen, indem man einer abgegrenzten Hautfläche Thermometer (WINTERNITZ), Thermosäulen oder (**114**) metallische Netze, deren Widerstandszunahme durch die Wärme gemessen wurde (MASJE, STEWART), gegenüberstellte. Die ausgestrahlte Wärmemenge soll pro sek und cm^2 0,000001 Kal. (für den Erwachsenen in 24 h. etwa 1700 Kal.) betragen (MASJE; nach STEWART höchstens 700).

5. Der Wärmehaushalt und die Erhaltung der konstanten Temperatur.

a. Die innere Ausgleichung der Temperaturen.

Die Uebertragung der Wärme zwischen den hauptsächlich wärmebildenden und den hauptsächlich wärmeausgebenden Organen geschieht, da das Wärmeleitungsvermögen der tierischen Gewebe sehr gering ist, wesent-

lich durch den Blutkreislauf. So erklärt es sich, daß die Blutwärme die mittlere Körpertemperatur darstellt, und daß die Temperatur der Gewebe von der Zirkulation sehr wesentlich abhängt; die vorzugsweise Wärme bildenden Organe erwärmen das Blut, ihr Venenblut ist wärmer als ihr Arterienblut, und sie werden um so mehr abgekühlt, je rascher sie durchströmt werden; bei der Haut ist es umgekehrt. Die Wärmeausgleichung kann natürlich nur annähernd sein, daher die S. 668 erwähnten lokalen Temperaturunterschiede.

Das Wärmeleitungsvermögen der Gewebe ist gering, und bei gefaserten, z. B. Muskeln, transversal kleiner als longitudinal. Einige Angaben, auf das Leitungsvermögen der Luft bezogen, sind: Muskel longit. 2,8, transvers. 2,5, Fett 1,4 (Bordier); Muskel 1,8, Fett 1,5 (Charrin & Guillemonat); die Haut soll etwa dem Eichenholz an Leitvermögen gleichkommen und bei 5° nur halb so gut leiten, also besser thermisch isolieren, als bei 30° (Lefèvre). — Die spezifische Wärme der Gewebe steht begreiflicherweise der des Wassers sehr nahe und wird zu etwa 0,9 angegeben (Bordier).

Die Körperorgane zerfallen hiernach in zwei große Gruppen: solche welche wärmer sind als das Blut, d. h. hauptsächlich die Muskeln und Drüsen, und solche, welche kälter sind als das Blut, d. h. hauptsächlich die Haut, gewisse Schleimhäute, und vielleicht die Lungen (s. unten). Da die Masse der ersten Gruppe sehr viel größer ist als die der zweiten, muß die Temperatur der ersteren viel weniger über der Blutwärme liegen, als die der zweiten unter derselben. In der Tat sind die Muskeln nicht merklich wärmer, die Haut dagegen viel kälter, als das Blut.

Bei den Lungen ist das thermische Verhalten streitig; die Angabe, daß sich in ihnen das Blut abkühle, und daher der Inhalt des rechten Herzens wärmer sei als der des linken (G. Liebig, Bernard u. A.), wird teils bestritten (Colin, Jacobson & Bernhardt), teils aus dem Anliegen der dünnwandigen rechten Herzhälfte an der warmen Leber erklärt (Heidenhain & Körner). Jedenfalls kommt der Hauptteil der respiratorischen Wärmeausgabe nicht den Lungen zu (vgl. S. 529f.). Der abkühlenden oder erwärmenden Wirkung der Lunge müßte übrigens eine umgekehrte Gesamtwirkung der übrigen Organe auf das Blut entsprechen.

Die eigene Wärmebildung der Lungen aus der Bindung des Sauerstoffs an das Hämoglobin ist nicht ganz unbedeutend, pro g O_2 etwa 0,475 Kal. (vgl. S. 469), d. h. etwas über $1/7$ der Wärmemenge, welche bei Verwendung zur vollständigen Verbrennung von Kohle entstehen würde (Berthelot). Nimmt man als mittleren Sauerstoffkonsum des Menschen pro Kilo und Stunde 0,531 g an (S. 532), so ergibt sich aus dieser Quelle eine Produktion von 0,252 Kal., d. h. $1/5$ bis $1/6$ der Gesamtproduktion (zu 1,388 veranschlagt, S. 677). Aber diese Wärmeproduktion wird ohne Zweifel durch die Entbindung der Kohlensäure nahezu kompensiert. Wasserverdunstung würde in gleichem Sinne wirken, findet aber von der Lunge kaum statt (S. 529f.).

b. Die regulatorischen Einrichtungen.

Die Erhaltung der konstanten Körpertemperatur beruht auf einer Anzahl regulierender Einrichtungen, welche teils auf die Wärmebildung, teils auf die Wärmeausgabe einwirken.

1) Selbsttätige Regulation der Wärmebildung.

Im kalten Bade steigt die Innentemperatur, ehe sie sinkt, woraus man auf eine Vermehrung der wärmebildenden Prozesse durch die Kälte geschlossen hat (Hoppe-Seyler, Liebermeister). Dies wurde bestätigt durch die S. 653 erwähnte Erhöhung des Stoffverbrauches der Warmblüter, besonders der Kohlensäureausscheidung, in der Kälte, sowie durch den direkten kalorimetrischen Nachweis erhöhter Wärmebildung.

Nach einigen Autoren sinkt die Wärmeproduktion nicht einfach mit zunehmender Außentemperatur, sondern hat bei einer gewissen Temperatur (15° Rosenthal, 20—25° Ansiaux) ein Minimum; Andere finden umgekehrt ein Maximum (bei 18° für nackte Kinder, Langlois). Diese Angaben bedürfen der Aufklärung. Die Reaktion des Stoffumsatzes auf Abkühlung erfolgt bei kleinen Tieren fast sofort (Pembrey).

Hauptsächlich sind es die Muskeln, in welchen durch den Einfluß der Kälte, und zwar durch Reflex von der Kältewirkung auf die Haut, erhöhte Tätigkeit stattfindet (Pflüger). Man kann an sich selbst, z. B. nach kalten Bädern, tonische Muskelkontraktion beobachten; bei höheren Kältegraden treten auch klonische Kontraktionen ein: Schaudern, Zähneklappern und Schüttelfrost. An kurarisierten Tieren fehlt die Erhöhung des Gaswechsels in der Kälte (Pflüger).

Die Zentralorgane, durch welche diese Reflexe vermittelt werden, sind nicht sicher festgestellt, obgleich zahlreiche Beobachtungen über thermische Effekte nach Verletzungen von Zentralorganen bekannt sind.

Hierher gehören: Temperaturerhöhungen nach Durchschneidung des Rückenmarks (Brodie, Billroth, Quincke), nach Abtrennung des Kopfmarks von der Brücke oder Verletzung eines dieser Organe (Tscheschichin; Bruck & Günther; Schreiber; Wood), Verletzungen des Corpus striatum und anderer Großhirnstellen (Aronsohn & Sachs, Ott, Reichert u. A.). Meist ist neben der Temperaturerhöhung auch Steigerung des Umsatzes, ähnlich wie im Fieber, nachweisbar. Aber alle spezielleren Schlüsse auf das Vorhandensein thermischer oder die Wärmebildung hemmender Zentra sind nicht hinlänglich begründet, und es ist auch zweifelhaft, ob außer den die Muskeltätigkeit überhaupt beherrschenden Zentren noch besondere thermische existieren, und ob neben dem Umsatz der Muskeln und der Drüsen noch Einflüsse auf die Wärmeproduktion anderer Organe stattfinden. Bei allen Versuchen mit Nervenläsionen ist es schwer zu entscheiden, ob die Temperaturveränderung auf Aenderung der Wärmebildung oder der Wärmeausgabe beruht; im letzteren Falle könnte sie auf vasomotorische Beeinflussung der Haut zurückgeführt werden. — Daß die Vagi eine besondere Bedeutung für die Wärme-

regulation haben (Tarchanoff), wird bestritten. — Der Schüttelfrost fällt nach Durchschneidung des Halsmarks fort, wird also durch das Gehirn vermittelt (Richet).

2) Selbsttätige Regulation der Wärmeausgabe.

Vor allem wird die Hautzirkulation durch die gefäßerweiternde Wirkung der Wärme beschleunigt (S. 521), und dadurch die Wärmeausgabe gesteigert, wenigstens so lange die äußere Temperatur unter der inneren liegt; umgekehrt wirkt Kälte gefäßverengernd, also den Wärmeverlust vermindernd (vgl. jedoch S. 521). In gleichem Sinne, wenn auch viel schwächer, muß der pulsbeschleunigende Einfluß der Wärme wirken. Auch dem atmungsbeschleunigenden Einfluß der Wärme, namentlich der sog. Wärmedyspnoe (S. 554), wird wegen der respiratorischen Wärmeausgabe eine regulatorische Bedeutung zugeschrieben.

Die wirksamste Regulation der Wärmeausgabe, und zwar auch für den Fall, daß die Außentemperatur höher ist als die Körpertemperatur, ist jedoch die Schweißsekretion und die damit verbundene Verdunstung. Auch nervöse Einflüsse auf das noch wenig untersuchte Strahlungsvermögen, d. h. auf die Oberflächenbeschaffenheit der Haut, sind denkbar, aber nicht bekannt.

Der Schweiß bricht aus, wenn die Körpertemperatur um $1/3$ bis $1/2$ ° über die Normalhöhe der Tageszeit steigt, und zwar um 0,44 ° morgens, 0,29 ° mittags, 0,26 ° abends (Fredericq). Auf rascher Verdunstung beruht auch zum Teil die Fähigkeit, sich kurze Zeit in einem geheizten Backofen aufzuhalten, und die Hand vorübergehend in geschmolzenes Blei zu tauchen; im letzteren Falle hindert die Dampfschicht den direkten Kontakt, ähnlich wie beim Leidenfrost'schen Versuch.

Die in der Kälte auftretende Gänsehaut ist wesentlich an nackten Hautstellen entwickelt, also wahrscheinlich eine lokale Reaktion, deren thermische Bedeutung nicht aufgeklärt ist. Sie erfolgt durch Kontraktion der Arrectores pili, welche neben Aufrichtung des Haares die mit ihm verbundenen Talgdrüsen vordrängt, und dadurch eine buckelförmige Hauterhebung bewirkt. Dieselbe Kontraktion tritt auch bei manchen Affekten auf, und ist bei Tieren, deren Haare zur Aufrichtung geeignet sind, besonders aber bei solchen, welche Stachel statt der Haare haben (Igel, Stachelschwein), besonders mächtig. Hier bewirkt sie deutliche Haarsträubung (Horripilation).

Die Musc. arrectores pili sind beim Menschen durchweg glatt, bei Tieren hier und da quergestreift, z. B. an den Schnurrhaaren der Katze. Sie liegen in der Kutis auf der stumpfwinkligen Seite der schiefstehenden Haarbälge, die Talgdrüse umfassend. Ihre Nerven, die pilomotorischen Nerven, zeigen in Ursprung und Verlauf große Analogie mit den Schweißnerven (H. Müller, Schiff, Langley & Sherrington). Ausnahms-

weise kommt auch willkürliche Haarsträubung bei Menschen vor (S. Maxwell). An den Federbälgen der Vögel gibt es sowohl fedesträubende als federanlegende glatte Muskeln, und entsprechende Nervenfasern (Langley).

Beim Neugeborenen ist die Regulation der Wärmeausgaben noch nicht ausgebildet, und diejenige der Wärmebildung nicht ausreichend, um gegen Kälte zu schützen (Babak). Auch beim erwachsenen Warmblüter ist die Regulation nur innerhalb gewisser Grenzen ausreichend (vgl. S. 671). Bei Monotremen (vgl. S. 668) und Marsupialien ist die Wärmeregulation unvollständig, so daß die Eigentemperatur um 10° schwanken kann (Martin). Andrerseits haben auch Poikilotherme nach kalorimetrischen Versuchen Andeutungen von Regulation, wobei auch der Farbenwechsel der Haut eine Rolle zu spielen scheint (Krehl & Soetbeer).

3) Willkürliche und instinktive Regulationen.

Eine Anzahl anderer Regulationsmittel beruhen teils auf sog. Instinkt, teils auf Ueberlegung, beide durch Empfindungen dirigiert. Kälte steigert und Wärme vermindert das Hungergefühl und die Neigung zu Bewegungen; dies muß wegen der wärmebildenden Wirkung der Verdauung, der reichlichen Ernährung und der Muskelarbeit regulatorische Bedeutung haben. Beim Menschen spielt aber eine noch viel größere Rolle die durch den Temperatursinn geleitete willkürliche Wärmediätetik durch Kleidung, Heizung, Bäder, Genuß warmer und kalter Getränke, u. dgl.; nur sie setzt den Menschen in den Stand, in allen Klimaten der Erde zu leben.

Das Wesen der Kleidung besteht in der Umgebung des Körpers mit stagnierenden und dadurch hautwarm werdenden und bleibenden Luftschichten; es kommt daher viel weniger auf den Stoff des Gewandes, als auf dessen Luftgehalt (Pelz, Wolle) und die Zahl der Schichten an. Bewegte Luft kühlt trotz des schlechten Wärmeleitungsvermögens den Körper rasch ab, selbst wenn sie nur wenig unter Hauttemperatur ist, und befördert namentlich beim Schwitzen die Verdampfung und infolgedessen die Wärmeausgabe. Wasser wirkt bei gleicher Temperatur viel rascher abkühlend als Luft.

Der Einfluß der Kleidung auf die Wärmeausgabe ist mehrfach kalorimetrisch (C. Rosenthal, Rumpel) und thermometrisch (Kunkel, Wurster, Stewart) untersucht worden. Im allgemeinen bestätigt sich, daß selbst die dünnste Bekleidung, ja eine bloße Vaselin- oder Oelbedeckung, die Wärmeausgabe vermindert. An den bekleideten Stellen hat die Haut eine ziemlich konstante und überall ziemlich gleiche Temperatur von 34°, welche auch im Freien in der Kälte nur wenig sinkt. Die Haare beschränken die Wärmestrahlung (Exner).

Die Regulation der Körpertemperatur ist nur eine annähernde, wie die S. 669 f. angeführten zeitlichen Temperaturschwankungen ergeben.

6. Die Grenzen der Körpertemperatur im Leben.

Die angegebene mittlere Temperatur des Menschen und der Warmblüter ist für das Zustandekommen der wichtigsten Lebensprozesse eine unerläßliche Bedingung. Selbst geringe Erhöhungen oder Erniedrigungen über die angegebenen Grenzen hinaus bringen schon bedeutende Gefahren mit sich, welche sich aus der Physiologie der Organe ergeben (vgl. z. B. den Wärmestillstand des Herzens, der Flimmerbewegung, die Wärmestarre der Muskeln).

Erwähnt sei hier, daß hohe Wärmegrade (über 60°) auf die Gewebe zerstörend wirken und auf der Haut je nach dem Hitzegrad Schmerz, Entzündung, Blasenbildung, Nekrose („Verbrennung“ verschiedenen Grades) oder Verkohlung hervorbringen. Aehnlich wirken auch sehr hohe Kältegrade. Sehr heiße und sehr kalte Luft (+ 200° im Backofen, — 100° durch Verdunstung kondensierter Gase) können dagegen minutenlang ertragen werden, weil die Luft sehr schlecht leitet und in der Hitze starke Schweißverdampfung eintritt.

Niedere pflanzliche Organismen können Kälte bis zu —130° (Pictet & Yung) und Hitze bis zu 60° ertragen (Hoppe-Seyler): in gewissen Entwicklungsstadien werden Bakterien sogar durch Siedehitze nicht vernichtet (Tyndall, Chamberland).

Bei Kaltblütern, deren Eigentemperatur in dem großen Bereich von unter 0° bis über 30° variiert, ändern sich entsprechend die Funktionen: in der Kälte wird der Zustand torpid, in der Wärme ungemein lebhaft (vgl. S. 319f.); an den Grenzen des Ertragbaren treten auch krampfhafte Zustände ein; die Ursache ist hauptsächlich die Temperatur der Zentralorgane (Maurel & Lagriffe). Hartgefrorene Frösche können wieder aufleben (Pflüger), jedoch nur wenn noch nicht alles Wasser in ihnen gefroren ist (Kochs). Insekten überstehen ungemein niedrige Temperaturen (bis —10 bis 15°); es tritt dabei Unterkältung der Säfte ein; sobald dieselben zu gefrieren beginnen, steigt die Eigentemperatur plötzlich auf etwa —1,5° und nun erst tritt bei —4° der Tod ein (Bachmetjew).

Abnorm hohe Körpertemperaturen bei Warmblütern.

Abnorme Temperaturen treten auf, wenn entweder die Regulationsapparate nicht normal spielen, oder wenn Wärmebildung oder Wärmeausgabe dermaßen von der Norm abweichen, daß die Regulationsmittel nicht ausreichen. Den wichtigsten dieser Fälle stellt das Fieber dar, ein pathologischer Zustand, welcher sich auch künstlich, z. B. durch faulige Infektion, ferner durch gewisse Hirnverletzungen (S. 679) erzeugen läßt, und in welchem 1. der Stoffumsatz (Respirationsgrößen und Harnstoffausscheidung) trotz verminderter Nahrungsaufnahme gesteigert, 2. die Körpertemperatur abnorm hoch (oft über 40°), 3. die kalorimetrisch gemessene Wärmeproduktion (nach den meisten Autoren) erhöht, 4. die Hauttemperatur der inneren näher ist als im gewöhnlichen Zustande.

Die Theorie des Fiebers ist noch unklar; die Meisten sehen das Primäre in dem gesteigerten Stoffumsatz, welcher unmittelbar die Wärmeproduktion steigern muß: es

fragt sich nur, warum nicht gleichzeitig wie sonst die Wärmeausgabe sich kompensatorisch steigert; der Grund hiervon wird teils in Lähmung der Schweißsekretion, teils in Kontraktionszuständen der Hautgefäße gesucht, welche letztere freilich nur im Fieberfrost nachweisbar sind, während sonst die Haut im Gegenteil, wie oben erwähnt, heiß ist. Die Ursache sowohl des gesteigerten Stoffumsatzes als der abnormen Hautbeschaffenheit kann kaum anderswo als im Zentralnervensystem gesucht werden.

Die Angabe, daß im Fieber die Regulation auf eine höhere Temperatur eingestellt sei (Liebermeister), so daß der Fiebernde bei Steigerung der Fiebertemperatur um Bruchteile eines Grades schwitzt, bei gleicher Herabsetzung in Schüttelfrost verfällt (Stern), bedarf der Bestätigung. Ueberhaupt sind die Fiebererscheinungen vielfach streitig.

Abnorm niedrige Körpertemperaturen bei Warmblütern. Winterschlaf.

Kaltblütige Tiere können Temperaturen bis an den Gefrierpunkt anhaltend ertragen, doch hört ihr Stoffumsatz (S. 653) und ihre Leistungen nahezu auf. Warmblüter sterben durch Abkühlung, sobald ihre Temperatur auf eine gewisse Grenze (je nach der Tierart 26—19°) gesunken ist (Tod durch „Erfrieren“ oder „Wärmeinanition“). Vorher sinkt die Pulsfrequenz und die Darmbewegungen enorm, und die Zentralorgane werden zu vielen Leistungen, z. B. Erstickungskrämpfen, unfähig (Horwath). Erreicht die Abkühlung diese Grenze nicht, so kann man die Tiere durch Wiedererwärmung aus dem soporösen (dem Winterschlaf entsprechenden) Zustande wieder erwecken. Erreicht die Abkühlung nicht 20—18° (bei Affen 25—23°, Simpson), so erwärmen sich die Tiere von selbst wieder, sobald sie in mittlere Temperatur gebracht werden.

Manche Tiere überstehen noch tiefere Abkühlung ohne künstliche Zutat (Horwath), andere nur bei künstlicher Respiration (Walther), deren Wirksamkeit aber bestritten wird (Ansiaux). Beim Tode soll das venöse Blut zuweilen hellrot sein, weil die abgekühlten Gewebe nicht atmen (Quinquaud).

Erfolgt die künstliche Abkühlung sehr allmählich, so verändern sich viele Warmblüter in eigentümlicher Weise, indem sie eine Art künstlicher Poikilothermie annehmen (Bernard). Derselbe Zustand wird außerdem erreicht durch Sauerstoffmangel beim Atmen im abgeschlossenen Luftraum, Ueberfirnissung der Haut (S. 536), Durchschneidung des Halsmarks (Bernard), Berieselung des Bauchfells mit verdünnter Kochsalzlösung (Wegener). Die eigene Wärmebildung ist auf ein Minimum reduziert, so daß die Tiere wie wirkliche Kaltblüter nur wenig wärmer sind als ihre Umgebung. Auch die übrigen Funktionen und der Stoffumsatz sind stark herabgesetzt: das Tier befindet sich in einem soporösen Zustande. Seine Organe bleiben nach der Ausscheidung viel länger funktionsfähig als sonst.

Regelmäßig tritt dieser Zustand in der kalten Jahreszeit bei den

Winterschläfern ein, welche die eben erwähnte Anpassungsfähigkeit in besonders hohem Grade besitzen.

Das Erwachen aus dem Winterschlaf kann außer durch Wärme auch durch sensible Reize hervorgerufen werden (schon durch die Blasenfüllung, R. Dubois), und überhaupt liegt der in Rede stehenden Eigenschaft eine Einwirkung des Zentralnervensystems zugrunde, denn nach Rückenmarksdurchschneidung nimmt der untere Körperabschnitt an der durch Hautreize abgeleiteten Wiedererwärmung nur sehr langsam teil (H. Quincke). Das Zentralorgan für die Erwärmung soll das Großhirn, und der Hauptherd der gebildeten Wärme die Leber sein, welche am schnellsten wärmer wird; die Muskeln, welche im Gegenteil im Winterschlaf kontrahiert sind (Einrollung des Tieres) und beim Erwachen erschlaffen, sind bei der Erwärmung nicht beteiligt (Dubois).

Abnorme Veränderungen der Körpertemperatur werden außerdem bewirkt: durch zahlreiche Gifte, welche die Gefäßzentra reizen oder lähmen, ferner durch Reizung sensibler Nerven (Mantegazza), welche durch Vermittelung des Kopfmarks die Gefäße der Haut erweitert (S. 520) und dadurch die Innentemperatur erniedrigt (Heidenhain). Manche Gifte, wie Chinin, Alkohol, erniedrigen die Temperatur anscheinend durch direkte Verminderung des Stoffumsatzes (Binz).

7. Verhalten der Temperatur nach dem Tode.

Nach dem Tode sinkt die Körpertemperatur auf die der Umgebung herab. Zuweilen aber wird kurze Zeit nach dem Tode ein Ansteigen der Temperatur beobachtet. Diese postmortale Temperatursteigerung wird teils von der mit der Totenstarre verbundenen Wärmebildung (S. 154), teils von dem plötzlichen Aufhören der Wärmeausgabe durch die Hautzirkulation, bei noch fortbestehenden chemischen Prozessen im Innern (Heidenhain), abgeleitet.

Vierter Abschnitt.

Die Fortpflanzung und die zeitlichen Veränderungen des Organismus.

Vierzehntes Kapitel.
Die Zeugung.

Geschichtliches. Die ältere Geschichte der Zeugungslehre hat selbst bei den bedeutendsten Schriftstellern und Denkern nur von unbegründeten und halb mystischen Theorien zu berichten; eine festere Gestalt nimmt sie erst an mit der Bekämpfung der Urzeugungslehre und mit der Entdeckung der morphologischen Zeugungselemente. Die Urzeugung bestritten schon Harvey 1651, und namentlich Redi 1668; Malpighi und Swammerdam klärten zahlreiche Fälle vermeintlicher Urzeugung auf hohen Organisationsstufen durch Aufdeckung des wahren Sachverhaltes auf. 1765 folgte eine weitere Einschränkung der Urzeugung, indem Spallanzani die Wirksamkeit vertrockneter, aber noch lebensfähiger Keime nachwies. Für die niedersten Organismen sind erst im vorigen Jahrhundert, besonders durch Ehrenberg und Pasteur, die letzten scheinbaren Fälle von Urzeugung beseitigt worden.

Das Ei der Säugetiere wurde wegen seiner Kleinheit erst sehr spät entdeckt. Stenson bezeichnete 1664 das von Galen testis muliebris genannte Organ als Eierstock; Regner de Graaf entdeckte 1672 die Follikel desselben, welche er für die Eier hielt, und fand beim Kaninchen auch entleerte Eier im Eileiter und Uterus, so daß er, wegen deren Kleinheit, im Follikel außer dem Ei noch eine andere, den gelben Körper bildende Substanz annahm. Erst 1827 entdeckte v. Baer das Ei im Follikel, welchen er zugleich als das Analogon des Vogeleies erklärte. Das Keimbläschen fand Purkinje 1825 im Vogelei, Coste 1834 im Säugetierei, den Keimfleck R. Wagner 1834.

Die Samenkörper entdeckte bei Leuwenhoeck 1678 ein holländischer Student Ham (nach Anderen ein Stettiner, v. Hammen); Leuwenhoeck untersuchte sie genau und fand sie allgemein bei zeugungsfähigen Männchen. Die Theorie, daß sie Tiere seien, wurde erst 1841 durch Kölliker, welcher ihre Entwicklung in den Hodenzellen nachwies, definitiv widerlegt.

Für das Verständnis der Zeugung waren Jacobi's (1764) und namentlich Spallanzani's (1786) Versuche über künstliche Befruchtung von entscheidender Bedeutung; sie

erwiesen die Samenkörper als das befruchtende Element und beseitigten zugleich die Irrlehre von der befruchtenden Kraft des Samendunstes (Aura seminis). Den eigentlichen Befruchtungsakt erkannte zuerst Barry 1853 in dem Eindringen der Samenkörper in das Ei, eine Lehre, welche namentlich durch Meissner, Bischoff, Newport und durch Keber's Entdeckung der Mikropyle (1854) befestigt wurde. Die Vorgänge vor und nach dem Eindringen sind erst in neuester Zeit durch Fol, Auerbach, Strasburger, O. Hertwig u. A. Gegenstand wichtiger Entdeckungen geworden. Für die Zeugungslehre waren auch die zahlreichen Studien über ungeschlechtliche Zeugung niederer Tiere, und namentlich über die Parthenogenesis der Bienen (Dzierzon und v. Siebold 1856, Leuckart 1858), von fundamentaler Bedeutung.

Die spezielle Physiologie der Zeugungsorgane datiert hauptsächlich von der Entdeckung der Eilösung bei der Menstruation durch Bischoff 1844, sowie von den Studien über den Erektionsvorgang, besonders durch J. Müller (1838), Kölliker (1851), Rouget (1858), Langer (1863) und Eckhard (1863—1876).

Vgl. auch die geschichtlichen Bemerkungen zum folgenden Kapitel.

1. Die Fortpflanzung im allgemeinen.

Man nahm früher an, daß Tiere, selbst so hoch organisierte wie Insekten, aus ungeformtem Material sich entwickeln können, und nannte dies Urzeugung (Generatio spontanea). Fast alle Stützen dieser Ansicht sind hinweggeräumt; fast überall ist es gelungen, die früher übersehenen Eier oder sonstigen Keime, aus denen die Brut hervorgegangen war, nachzuweisen. Auch die Entstehung von Eingeweidewürmern in geschlossenen Körperhöhlen (Gehirn, Auge) wurde verständlich, als man erkannte, daß Embryonen in diese Organe einwandern können. Daß Aufgüsse organischer Substanzen sich mit niederen Organismen erfüllen, erwies sich ebenfalls von dem Zutritt von Keimen abhängig, welche überall die Atmosphäre erfüllen, und die bis in die neueste Zeit sich erstreckenden Behauptungen, daß auch nach Zerstörung aller Keime, und Verhinderung des Zutritts neuer, Aufgüsse sich beleben können, sind teils unbestätigt geblieben, teils lassen sie den Einwand zu, daß selbst Siedehitze nicht unfehlbar alles Organisierte zerstört (vgl. S. 682). So ist es denn zum mindesten nicht bewiesen und nicht wahrscheinlich, daß ein lebendes Wesen anders entstehen könne, als aus schon bestehenden lebenden Wesen; ja dieser Satz kann auf jeden organisierten Formbestandteil ausgedehnt werden, da Zellbildung auf keinem anderen Wege als aus schon bestehenden Zellen beobachtet ist. Die Vermehrung der Zellen, welche als Elementar-Organismen aufzufassen sind, ist demnach die einfachste Form der Zeugung (S. 122).

Der Annahme, daß alle jetzt bestehenden organisierten Formen einmal durch Urzeugung entstanden seien, steht die schon in der Einleitung

berührte gegenüber, daß eine Deszendenz immer komplizierterer Formen aus einfacheren, und vielleicht aus einer einzigen einfachsten Urform stattgefunden habe. Das Prinzip dieser Deszendenz wird in der natürlichen Züchtung gesucht (Darwin). Der Züchter benutzt die Erblichkeit und die Variabilität der Form, indem er von jeder Generation die der gewünschten Eigenschaft am nächsten stehenden Tiere (oder Pflanzen) aussondert und zur Fortpflanzung zuläßt, wodurch der Schwankungsmittelpunkt (S. 7) sich mit jeder Generation weiter in der Richtung zum gewünschten Ziele verschiebt. Bei der natürlichen Züchtung tritt an die Stelle der Ziele des Züchters die größere Zweckmäßigkeit für die bestehenden Verhältnisse, wobei die unbedeutendsten Vorteile, für die Beschaffung der Nahrung, die Bekämpfung der Feinde, die Flucht oder Verbergung vor Verfolgern, die Anlockung des anderen Geschlechts zur Begattung u. dergl., zur Geltung kommen; und an die Stelle der künstlichen Absonderung tritt der Kampf um das Dasein, da die Lebensbedingungen nicht für soviel Individuen hinreichen, wie aus der ungeheuren Vermehrung hervorgehen, so daß die am meisten den Verhältnissen angepaßten den Sieg davontragen.

Daß in der Urzeit Urzeugung stattgefunden habe, unter Bedingungen, welche nicht mehr existieren, wird wegen des ursprünglich feurigflüssigen Zustandes der Erde angenommen, und wenn die Möglichkeit betont wird, daß die ersten Keime durch Meteorsteine auf die Erde gelangt seien, so ist dies nur eine Verlegung jener Urzeugung in andere Lokalitäten. Wahrscheinlicher ist es, daß vererbungsfähige Formen auch unter ganz anderen Bedingungen, als die jetzt auf der Erdoberfläche vorhandenen, auf anderen Weltkörpern existieren und auf der Erde existiert haben, und daß mit der Veränderung der Bedingungen erst allmählich die jetzt vorhandene protoplasmatische Atomgruppierung und ihre Formen sich entwickelt haben.

Die erzeugten Organismen sind den erzeugenden innerhalb gewisser Schwankungsbreiten bis in die speziellsten Eigenschaften gleich, oder erreichen doch schließlich diese Gleichheit nach gewissen gesetzmäßigen Umwandlungen.

Die Bedingungen zur Fortpflanzung treten in allen Organismen erst auf einer gewissen Stufe ihrer Entwicklung ein, meist erst, wenn das Größenwachstum vollendet ist, so daß der bis dahin zur Vergrößerung verwandte Ueberschuß der Einnahmen über die Ausgaben von da ab zur Produktion der Keimstoffe oder (bei Lebendiggebärenden) zur Ernährung des Embryos und des Neugeborenen verwandt wird. Bei den geschlechtlich zeugenden Tieren tritt erst um diese Zeit (Zeit der Reife, Pubertät) die vollständige Entwicklung der keimbereitenden Organe (Eierstock,

Hoden) ein. Die Fortpflanzung geschieht von hier ab längere Zeit hindurch, oft bis zum Tode, meist in regelmäßigen Intervallen.

Die Zeugungsausgaben sind beim weiblichen Organismus sehr viel größer, als beim männlichen, und nach der Tierart ungemein verschieden. Für das Weibchen betragen sie jährlich beim Menschen etwa $^1/_{14}$, beim Schwein $^1/_2$, bei der Maus fast das 3fache, beim Huhn das 5fache, bei der Bienenkönigin das 110fache des Körpergewichts (Leuckart). Die Zahl der jährlich pro Individuum erzeugten Jungen entspricht wohl ungefähr dem Bedarf für die Erhaltung der Individuenzahl, ist also vor allem der Lebensdauer etwa umgekehrt proportional. Enorm viel größer ist die Zahl der produzierten Eier, weil nur ein relativ geringer Teil derselben zur Befruchtung und Entwicklung gelangt.

2. Die Zeugung durch Teilung und Knospung.

Einzellige Organismen vermehren sich durch die schon S. 122 behandelte Zellteilung. Bei mehrzelligen ohne wesentlich differenzierte Organe kann der Zellkomplex sich in mehrere teilen, welche selbständig weiterleben. Ist der eine dieser Komplexe relativ klein, so bezeichnet man ihn als Knospe des anderen; die Knospe kann am Stamme sitzen bleiben oder sich abtrennen, und im ersteren Falle mit dem Stamm und den anderen Knospen gemeinsame Hohlräume, Kanäle etc. besitzen. Durch wiederholte Knospung ohne Trennung können baumartige Verzweigungen entstehen. Bei Geschöpfen dieser Art können auch nach künstlicher Teilung die einzelnen Stücke weiterleben.

Auch bei der eigentlichen Zellteilung kann der sich abspaltende Teil relativ klein sein, und wäre dann als Knospe zu bezeichnen (vgl. z. B. unten die Bildung der Richtungskörper).

3. Die geschlechtliche Zeugung.

Bei der großen Mehrzahl der tierischen Organismen erfolgt die Zeugung durch Ablösung einer besonderen Zeugungszelle, des Eies, vom Zellkomplex des Organismus. Das Ei kann demnach als einzellige Knospe betrachtet werden.

Die Eizelle ist das Produkt des Eierstocks. Nur bei wenigen Tieren (vgl. S. 703) geht die Entwicklung aus dem Ei ohne weiteres bis zum Ende vor sich (Parthenogenesis). Die Regel ist, daß zur Entwicklung überhaupt, oder wenigstens über eine gewisse niedere Grenze hinaus, der Zutritt einer Samenzelle (Samenkörper) erforderlich ist; diese ist das Produkt des Hodens. Eierstock und Hoden sind entweder auf verschiedene Individuen verteilt, und dann heißt das eierstocktragende weiblich, das hodentragende männlich, — oder sie sind beide in

einem einzigen Individuum vorhanden, welches dann hermaphroditisch genannt wird. Der Zutritt des Samens zum Ei und die dadurch bewirkte Veränderung des letzteren heißt Befruchtung, und die Zeugung durch befruchtete Eier geschlechtliche Zeugung. Die Zeugung durch Teilung, Knospung oder unbefruchtete Eier (Parthenogenesis) heißt im Gegensatz dazu ungeschlechtliche Zeugung. Nach neueren Forschungen ist die geschlechtliche Zeugung, welche lange Zeit als Eigenschaft höherer Tierformen galt, auch bei den niedersten Tieren sehr verbreitet.

4. Das Ei und seine Lösung.

a. Das Ei und der Eierstocksfollikel.

Das Ei (Ovum, Ovulum) stellt in seiner einfachsten Gestalt eine kugelige, im Verhältnis zu den gewöhnlichen sehr große Zelle dar, deren körniges Protoplasma Dotter (Vitellus) oder Hauptdotter genannt wird; außer ihm besitzen die meisten Eier einen Nebendotter (Deutoplasma, van Beneden), d. h. ein neben dem Protoplasma in die Zelle eingelagertes Nährmaterial, welches das Protoplasma an Masse ungemein übertreffen kann. Der stets im Hauptdotter liegende blasenförmige Kern der Eizelle heißt Keimbläschen (Vesicula germinativa) und das Kernkörperchen Keimfleck (Macula germinativa). Das Ei ist von einer Hülle eingeschlossen, der Eihaut (Zona); dieselbe ist in der einfachsten Form eine strukturlose, ziemlich dicke Membran, so daß sie im optischen Querschnitt als heller Ring erscheint (Zona pellucida der Säugetiere und des Menschen). Bei den meisten Eiern ist sie von zahllosen Porenkanälchen durchbohrt; die mannigfachsten Formen der Hülle finden sich bei wirbellosen Tieren. Bei vielen Tieren besitzt die Hülle eine größere, für die Befruchtung wesentliche Oeffnung, die Mikropyle (Keber); namentlich bei zahlreichen Wirbellosen und bei Fischen, auch bei einer Anzahl höherer Wirbeltiere.

Nach der Anordnung des Haupt- und Nebendotters unterscheidet man neben den an Nebendotter armen (alezithalen) Säugetiereiern zentrolezithale und telolezithale Eier. Bei ersteren (Arthropoden) umgibt der Hauptdotter konzentrisch den Nebendotter, bei den letzteren (Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel) nimmt der Hauptdotter einen wandständigen Teil des Eies ein, und bildet den „animalen Pol“ desselben, welcher bei manchen Tieren (Frösche) durch Pigmentierung und durch geringeres spezifisches Gewicht ausgezeichnet ist, so daß er beim schwimmenden Ei nach oben, und bei zentrifugierten Eiern gegen die Drehaxe gewandt ist. Beim Menschen und den Säugetieren

(vgl. Fig. 221) ist der Nebendotter nur durch in den Hauptdotter eingestreute Kugeln repräsentiert; das Ei ist daher fast mikroskopisch klein; beim Menschen hat es nur einen Durchmesser von im Mittel 0,17, im reifen Zustande 0,2 mm; das Keimbläschen mißt 37 μ, der Keimfleck 7 μ, die Dicke der Zona 10 μ. Eine Mikropyle ist beim Menschen nicht nachgewiesen, wohl aber radiäre Zonastreifung, welche vielleicht von Porenkanälchen herrührt.

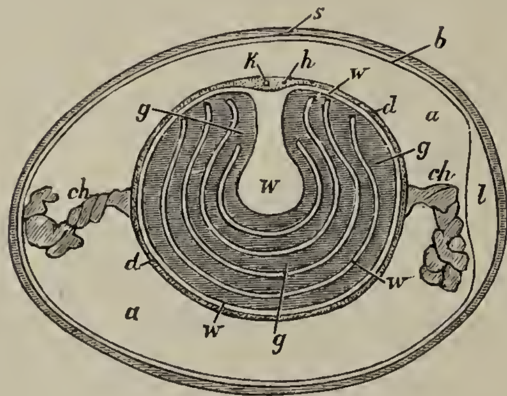


Fig. 220.
Schematischer Durchschnitt das Hühnereies.

Bei den Vögeln ist meist nur das linke Ovarium und die zugehörige Tube entwickelt. Im Vogelei (Fig. 220) bildet der leichtere Hauptdotter den sog. Hahnentritt oder die Keimscheibe *h* mit dem Keimbläschen *k*, am höchsten Punkte des von der Dotterhaut *d* umhüllten Dotters. Die Hauptmasse besteht aus gelbem und weißem Nebendotter; letzterer (*w*) umgibt die Keimscheibe, zieht sich von ihr als ein Strang bis zur Mitte des Dotters, und bildet außerdem dünne weiße, mit dicken gelben (*g*) alternierende, konzentrische Schichten um die Mitte, bis zur Oberfläche. Der weiße Dotter gerinnt weniger dicht und enthält kleinere Kugeln als der gelbe; erstere schließen stark lichtbrechende Körner ein. Der Nebendotter ist wahrscheinlich kein genuiner Bestandteil der Eizelle, sondern ein durch die Zona eingewandertes Produkt des Follikelepithels. Das Weiße *a* und die Kalkschale *s* sind akzessorische Umhüllungen, die auf dem Wege durch die Tube aus besonderen Drüsen der letzteren hinzukommen; von der peristaltischen Ausstoßung wird die spiralige Windung der Hagelschnüre oder Chalazen *ch* im Weißen hergeleitet. Unter der Schale liegt die aus zwei Blättern bestehende Schalenhaut *b*; am stumpfen Eipol weichen dieselben auseinander und lassen den Luftraum *l* zwischen sich. Auch das Kaninchenei erhält in der Tuba eine Eiweißumhüllung.

Bei den großen telolezithalen Eiern ist auch das Keimbläschen enorm groß, und enthält sehr zahlreiche Keimflecke, außerdem vielfache geschlängelte und mit Fortsätzen besetzte Chromatinfäden.

Der Dotter des Vogeleies ist wegen seiner Größe am meisten geeignet, über die chemische Zusammensetzung des Eies Aufschluß zu geben, jedoch sind die Ergebnisse nicht ohne weiteres auf die Eier der Säugetiere übertragbar. Er enthält außer Wasser und Salzen (besonders Kalisalzen) die Bestandteile des Protoplasmas, d. h. Eiweißstoffe verschiedener Art, ferner Nukleoproteide und Paranukleoproteide, besonders Vitellin, letzteres mit Lezithin verbunden, Fette, Cholesterin, einen gelben, dem Hämatoidin nahestehenden Farbstoff, Glykogen, Zucker etc. Die krystallartigen Dotterplättchen der Fische und Amphibien enthalten Vitellin, Lezithin und andere P-haltige Körper.

Innerhalb des Eierstocks liegen die Eier bei den Säugetieren und beim Menschen in den Graaf'schen Follikeln (Fig. 221), kugligen

Blasen, die in den kleinsten Exemplaren bei der erwachsenen Frau etwa 0,03, im reifen Zustande dagegen 10—15 mm Durchmesser haben; sie sind in das Stroma des Ovariums eingebettet. Ihre Hülle besteht in einer gefäßhaltigen bindegewebigen geschichteten Kapsel, welche innen von einem mehrschichtigen Epithel (Membrana granulosa s. germinativa) ausgekleidet ist. Letzteres ist an einer Stelle zu einem Zellenhaufen (Cumulus s. Discus proligerus) entwickelt, in welchen das Ovulum eingebettet ist; die ihm anliegende Schicht besteht aus Zylinderzellen. Der Hohlraum des Follikels ist von einer gelblichen, eiweißhaltigen Flüssigkeit erfüllt. Ueber die Entstehung der Eier und Follikel s. Kap. XV.

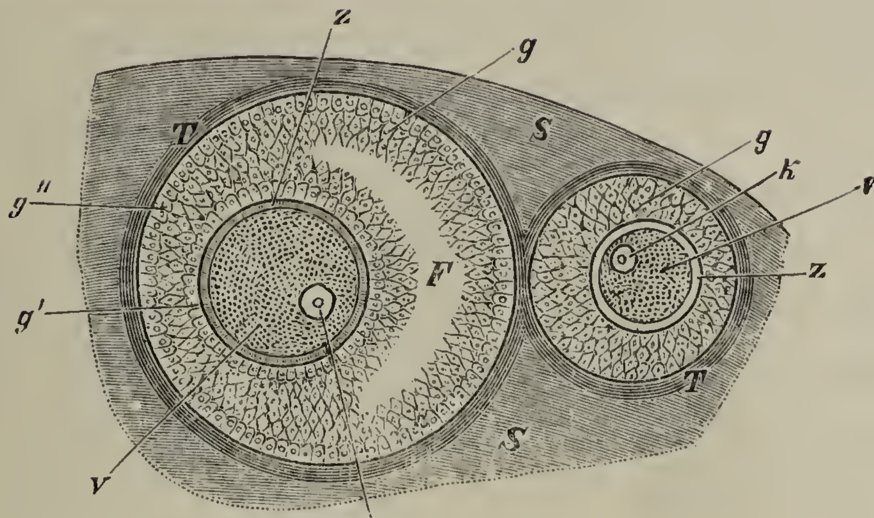


Fig. 221.
Zwei Säugetierfollikel verschiedenen Reifegrades. Der Follikel links beginnt Flüssigkeit *F* zu entwickeln. *S* Ovarialstroma. *T* verdichtete Schicht um den Follikel (Theca folliculi). *g* Granulosazellen. *g'*, *g''* zylindrische Schichten derselben am Ei und an der Theca. *z* Zona pellucida, links mit Porenkanälchen. *v* Dotter. *k* Keimbläschen mit Keimfleck.

Ueber die sog. Reifung des Eies wird wegen ihrer Beziehung zur Befruchtung erst bei dieser gesprochen werden (S. 701).

b. Weibliche Pubertät, Menstruation und Brunst.

Der Eierstock ist das ausschlaggebende weibliche Geschlechtsorgan. Kongenitales Fehlen desselben bedingt auch meist Mängel des Uterus, der Tuben und der Milchdrüsen, während umgekehrt bei Uterusmangel die Eierstöcke normal sein können. Selbst kleine Ovarialreste genügen, um die übrigen Organe normal funktionieren zu lassen. (Bei Exstirpation beider Ovarien während der Gravidität kann jedoch letztere und die Geburt normal verlaufen.) Die Geschlechtsreife (Mannbarkeit, Pubertät) wird durch die Vollendung der Eierstocksentwicklung bis zur Lösung reifer Eier herbeigeführt.

Auf welche Weise der Eierstock die Funktion weit entfernter Organe beeinflußt, ist nicht festgestellt. Die Annahme, daß nur nervöse Vermittlung beteiligt ist, wird u. a. dadurch unwahrscheinlich, daß bei Hündinnen, welche nach Durchschneidung des Rückenmarks konzipiert haben (S. 274), auch diejenigen Milchdrüsen Milch absondern, welche ihre Nerven vom oberen Rückenmarksabschnitt erhalten (Goltz). Auch können

transplantierte Eierstöcke bei Männchen weibliche Geschlechtscharaktere hervor bringen. Man schreibt daher die Wirkungen des Eierstocks vielfach einem durch innere Sekretion in ihnen entstehenden chemischen Produkt (Oophorin) zu (Brown-Séquard u. A.), dessen Fehlen nach der Kastration des Weibchens auch gewisse Aenderungen des Stoffwechsels herbeiführen soll.

Beim menschlichen Weibe tritt periodisch die Lösung meist nur eines einzigen Eies aus einem der beiden Eierstöcke ein. Die zur Lösung in Beziehung stehende Blutung heißt Menstruation (Periode, Regel, monatliche Reinigung). Die ersten Menstruationen stellen sich in der gemäßigten Zone im 14. bis 16. Lebensjahre ein; als mittlere Zeit wird $14^1/_3$ Jahre angegeben, für die heiße Zone dagegen 13, für die kalte $15^5/_6$ Jahre; üppige Lebensweise beschleunigt, karge Nahrung und harte Arbeit verzögern den Eintritt; außerdem hat die Rasse Einfluß. Gleichzeitig entwickeln sich die Brustdrüsen, die Behaarung der Schamgegend und der Achselhöhle, das Fettpolster unter der Haut nimmt zu, die Genitalien erreichen ihre vollständige Entwicklung. Zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre hört meistens die Menstruation und infolgedessen die Zeugungsfähigkeit auf (sog. Involution).

Die Eilösung wird eingeleitet durch die Reifung eines Follikels, d. h. starke Vergrößerung desselben (s. oben) durch Vermehrung der Flüssigkeit. Hierbei rückt er an die Oberfläche des Eierstocks, die er schließlich mit einer dünnwandigen Vorwölbung überragt. Jetzt tritt Berstung ein, und das Ei, umhüllt von zahlreichen Granulosazellen des Cumulus proligerus, tritt in den Bauchraum aus. Dieser hat jedoch nur ein kapilläres Lumen, und dem Eierstock liegen die nach der Tubenmündung hin flimmernden, ungemein fein pinselartig verzweigten Fimbrien innig an. So gelangt das Ei (mit seltenen Ausnahmen, welche dann zur Bauchschwangerschaft führen können) in den Kanal der Tuba, und wird durch dessen nach außen gerichtete Flimmerbewegung in den Uterus getrieben; diese Wanderung scheint, nach Erfahrungen an Tieren, mindestens 3 Tage in Anspruch zu nehmen; die Granulosazellen gehen dabei verloren. Wahrscheinlich passiert das Ei den etwas erweiterten Anfangsteil (Ampulle) der Tube langsamer als den Rest. Das gelöste Ei geht im Uterus, falls es nicht befruchtet war, auf unbekannte Weise zu Grunde. Im Uterus selbst ist das Flimmern anscheinend gegen die Tuben hin gerichtet (Kölliker, Wyder), hindert also schnellen Verlust des Eies und fördert das Vordringen des Samens. Nur von der Pubertät bis zur Involution findet das Flimmern statt.

Auch bei den eierlegenden Tieren werden die Eierstockseier gelöst und von den offenen Enden des Oviduktes aufgefangen, und bei Amphibien und Fischen aus diesem

beim Laichen auf einmal entleert. Beim Frosche erfolgt trotz der Größe der Eier und der erheblichen Entfernung der Oviduktmündungen die Ueberführung ebenfalls durch Flimmern (Thiry). Ob bei Säugern die glatten Muskelfasern des Mesovariums (Rouget) zur Anlegung der Fimbrien beitragen, ist nicht sicher festgestellt.

Die geplatzte und entleerte Follikelwand, welche meist einen bei der Zerreißung hineingelangten Bluttropfen einschließt, verändert sich (zum Teil schon vor der Berstung) in eigentümlicher Weise. Die Zellen der Membrana granulosa wuchern zuerst und füllen sich mit einem gelben Fette an, während die Kapsel selbst immer weniger von dem Stroma des Ovariums zu unterscheiden ist. So entsteht der sog. gelbe Körper (Corpus luteum), welcher wiederum in das Innere des Ovariums hineinrückt. Nachdem er eine gewisse Größe erreicht hat (meist schon vor dem Eintritt der nächsten Menstruation, denn man findet meist nur Einen gelben Körper im Ovarium), schrumpft er zu einer unkenntlichen, zuweilen Pigmentkrystalle (Hämatoidin, von dem Bluttropfen herrührend) enthaltenden Narbe zusammen. Auch an der Rißstelle der Ovarialhülle bleibt eine Narbe zurück, so daß die ursprünglich glatte Oberfläche mehr und mehr uneben wird. Ueber eine anscheinend wichtige physiologische Funktion des Corpus luteum s. unten S. 705.

Die Uterinschleimhaut ist während der Menstruation Sitz einer kapillären Blutung, welcher eine Aufwulstung der Schleimhaut mit Bildung einer nachher sich abstoßenden Membran (Decidua menstrualis) voraufgeht. Das entleerte Blut (im Ganzen etwa 100—200 g) ist mit Uterinschleim, besonders mit Epithelzellen und mit Schleimkörperchen vermengt; wahrscheinlich rührt daher seine größere Alkaleszenz und seine Unfähigkeit zu gerinnen. Ueber die Bedeutung der Menstrualblutung s. unten S. 700.

Die Menstruation tritt in einer meist 28 tägigen Periodik auf; der Blutausfluß dauert 2—3 Tage. Die Eilösung kann der Blutung voraufgehen oder auch nachfolgen; bei während der Blutung verstorbenen Frauen findet man häufiger einen geplatzten, als einen reifen, noch nicht geplatzten Follikel. Nach anderer Angabe (Leopold) findet man zu allen Zeiten reife und dem Bersten nahe Follikel. Jedenfalls ist die Eilösung das Wesentlichste der Menstruation (Bischoff). Frauen, denen die Blutung fehlt, können trotzdem befruchtet werden.

Während der Schwangerschaft und der nachfolgenden Laktation sind die Menstruationen unterbrochen. Der von der letzten Eilösung herrührende gelbe Körper wird viel langsamer und zu einer viel bedeutenderen Größe als sonst (bis zu $^1/_3$ des Eierstocksvolums) ent-

wickelt, so daß man vor der Erkenntnis der periodischen Eilösung diesen als Corpus luteum verum, und den gewöhnlichen als Corpus luteum spurium bezeichnete.

Die Vorgänge bei der Menstruation sind noch in vieler Beziehung dunkel; namentlich ist die Ursache der periodischen Follikelreifung und der eigentümliche Weg der Follikel im Ovarium vor und nach der Berstung nicht hinreichend aufgeklärt. Höchst wahrscheinlich handelt es sich um rein morphologische Vorgänge; denn die Wucherung und Entartung der Granulosazellen, welche sich im gelben Körper vollendet, beginnt schon vor dem Bersten des Follikels.

Von den zahlreichen Follikeln des Ovariums kommt übrigens nur ein sehr kleiner Teil zum Bersten. Eine Frau, welche vom 15. bis zum 45. Jahre regelmäßig menstruiert und nie konzipiert, würde höchstens 400 Eier abgeben. Die übrigen Follikel machen, nachdem sie gereift sind (was schon beim Kinde vorkommt), einen Rückbildungsprozeß ohne Eilösung durch (Slavjanski). Hieraus ist wohl zu erklären, daß die Zahl der Eier von der Geburt ab sich vermindert; man schätzt sie beim neugeborenen Kinde auf 100000, zur Pubertätszeit auf 30—40000 (Waldeyer).

Auch bei den Säugetieren erfolgen die Eilösungen periodisch, je nach der Art alle 14—40 Tage. Jedoch treten dieselben, wenigstens bei den wild lebenden, nur zu gewissen Jahreszeiten, von Klima, Nahrungsreichtum etc. abhängig auf. In diesen sog. Brunstzeiten erwacht auch der Geschlechtstrieb, und nur in ihnen ist Konzeption möglich. Vielfach sind auch diese Eilösungen mit blutigen Ausflüssen verbunden. Bei den Tieren mit präformierten Plazentarstellen (Kap. XV) bluten nur diese.

Während beim Menschen und einigen andern Säugern nur ein Ei auf einmal entleert, und daher auch Geburten von Zwillingen, Drillingen etc. Ausnahmen sind, gelangen bei anderen Tieren regelmäßig mehrere Eier auf einmal zur Lösung und bei Amphibien, Fischen, Wirbellosen Hunderte. Bei multiparen Säugern scheint das Ovarialstroma lockerer zu sein als bei uniparen (Hellin).

5. Der Samen, seine Bereitung und Entleerung.

a. Samen, Hoden und männliche Pubertät.

Der menschliche Samen ist in dem Zustande, in welchem er entleert wird, eine sehr zähe, klebrige, weißliche, alkalische Flüssigkeit von eigentümlichem Geruche, welche an der Luft dünnflüssiger wird. Sie ist eine Mischung aus den Sekreten der in die ausführenden Wege mündenden Drüsen mit dem ursprünglichen Hodensekret, welches alkalisch oder neutral und geruchlos ist und leicht eintrocknet. Das wesentliche Element des Samens sind die etwa 0,05 mm langen Samenkörper (Zoospermien, Spermatozoen) mit mandelförmigem Körper oder Kopf, einem

schmalen Mittelstück und einem nach dem Ende zu immer feiner werdenden Schwanz (vgl. Fig. 222 und 224 A), welcher einer Flimmerzilie zu vergleichen ist. Die Bewegungen des letzteren (S. 116) sind pendelnde oder wellenförmige Schwingungen, durch welche der Samenkörper mit einer Geschwindigkeit von etwa 0,05—0,15 mm in der Sekunde in grader Richtung (unter Rotation um seine Axe, Eimer) vorwärts getrieben wird, bis ein Widerstand die Richtung ändert. Die Bewegung ist am schnellsten im eben entleerten Samen, sehr langsam oder fehlt ganz im Samen des Hodens. Am längsten erhält sie sich in Flüssigkeiten, welche dem Samen isotonisch sind, namentlich lebhaft in den Sekreten der Samenausführungswege (s. unten), auch in denjenigen der weiblichen Genitalien: in anderen Flüssigkeiten hört sie bald auf, in Wasser, Speichel sogleich.

Die Samenkörper der Tiere haben größtenteils ähnliche Gestalt, wie die menschlichen; jedoch ist der Kopf bei den meisten Tierklassen stabförmig, zuweilen wellig oder korkzieherartig gekrümmt. Zuweilen ist längs des Fadens eine undulierende Membran angeheftet. Bei manchen Wirbellosen kommen Samenkörper ohne Wimperfaden vor, mit amöboider Bewegung oder ganz bewegungslos.

Die Bildung des Samens ist ein wesentlich morphologischer Vorgang in den gewundenen Hodenkanälchen. Es ist jetzt sicher festgestellt, daß die Samenkörper aus besonderen Zellen des Epithels (Ursamenzellen, Spermatogonien) hervorgehen, während die übrigen (Stützzellen) sich mehr indifferent verhalten; erstere werden als das Analogon der Ureier, letztere als dasjenige der Granulosazellen aufgefaßt. Die Ursamenzellen bilden durch zweimalige Zweiteilung (s. unten S. 703) je vier Samenzellen (Spermatiden), welche sich in Samenkörper umwandeln, wobei der Kern zum Kopf wird. Schließlich dringen die Samenkörper in das Protoplasma der Stützzellen ein. Die Samenbildung geschieht wie es scheint kontinuierlich und wird durch häufige Entleerungen vermehrt. Ueber die sekretorischen Nerven ist nichts bekannt.



Fig. 222.

Fig. 222 (nach Kollmann) stellt die Hauptstadien der Samenentwicklung schematisch dar. *a* Ursamenzelle. *b* Samenmutterzellen mit Mitosen. *c* Samenzellen (Spermatiden), in den reiferen je ein Samenkörper erkennbar. *d* fertiger Samenkörper mit Protoplasmarest (Kopfkappe). *e* Stützzelle, am distalen Teil mit Samenkörpern besetzt. *f* Wand des Hodenkanälchens.

Der gebildete Samen sammelt sich in den schwammigen Räumen des Corpus Highmori, in den mit Flimmerepithel versehenen Vasa efferentia des Nebenhodenkopfes und in dem langen Vas deferens an. Die Samenblasen, welche manchen Tieren (u. a. dem Hunde) fehlen, enthalten meist keinen Samenvorrat, und sind nicht als Reservoirs, sondern entsprechend ihrer starken Oberflächenvergrößerung durch Zotten und Falten als Sekretionsorgane aufzufassen, ebenso das Ende des Vas deferens selbst. Beim Meerschweinchen enthalten die kolossalen Samenblasen ein gallertiges trübes Sekret, welches bei der Begattung hinter dem Samen her ergossen wird (Leuckart). Die Sekrete dieser Organe, sowie diejenigen der Prostata und der Cowper'schen Drüsen, mischen sich dem Samen bei der Entleerung bei und machen die Hauptmasse des ejakulierten Samens aus, besonders aber bei rascher Folge der Entleerungen, in welchem Falle der Samen wässriger und an Samenkörpern ärmer wird.

Ueber die Chemie des Samens ist wenig Sicheres bekannt; am besten untersucht ist der Lachssamen; die untersuchten Samen höherer Tiere und des Menschen waren mit den eben genannten Nebensekreten gemischt. Der Samen enthält Eiweißstoffe, verschiedene Protamine und Nukleoproteide (S. 108), Lezithin, Cholesterin und Fette. In eingetrocknetem menschlichen Samen finden sich farblose prismatische Krystalle (Böttcher), welche aus Spermin (S. 92) bestehen (Schreiner, Ladenburg); dasselbe wird jedoch von der Prostata geliefert (Fürbringer). Das spez. Gewicht des entleerten Samens ist 1,02—1,04, der Gehalt an festen Bestandteilen 9,8 pCt., wovon 2,15 Eiweiß, 0,9 Asche, besonders Kalk und Phosphorsäure (Slowtzoff). Das Sekret der Samenblasen des Meerschweinchens (s. oben) gerinnt auf Blutzusatz und enthält reichlich Fibrinogen (Hensen & Landwehr); wie Blut wirkt auch das Prostatasekret (Camus & Gley). Ein solches Gerinnsel bildet wahrscheinlich nach der Begattung im Zervixkanal einen Pfropf, der den Abfluß des Samens verhindert. Möglicherweise hängt auch das rasche Eintrocknen des Samens mit Gerinnungsvorgängen zusammen. Ueber das Prostatasekret s. S. 598.

Die männliche Pubertät, d. h. der Beginn der Bildung reifen Samens, tritt zu einer etwa um ein Lebensjahr späteren Zeit ein, als die Eilösungen der Frau (S. 692), und mit ähnlichen Variationen. Eine bestimmte obere Altersgrenze ist nicht vorhanden. Die Pubertät kündigt sich auch hier durch Haarentwicklungen (u. a. auch diejenige des Bartes), Größerwerden der Geschlechtsteile u. dgl. an. Dazu kommt aber hier noch die Vergrößerung des Kehlkopfes und der Stimmwechsel, ferner ein deutlicheres Erwachen des Geschlechtstriebes und nächtliche reflektorische Samenentleerungen (s. unten S. 698). Bei Tieren steht vielfach die Entwicklung von Hörnern, Geweihen u. s. w. in innigem Zusammenhang mit der Pubertät. All diese Entwicklungen bleiben aus, wenn die

Hoden frühzeitig exstirpiert oder in ihrer Ausbildung gehemmt sind, d. h. der Hoden spielt hier eine analoge Rolle wie der Eierstock beim weiblichen Geschlecht.

Die Fernwirkungen des Hodens werden aus ähnlichen Gründen wie beim Eierstock (S. 691 f.) chemischen Produkten, welche durch innere Sekretion entstehen, zugeschrieben. Hodenextrakte sollen auffallende Wirkungen auf den Kräftezustand und die Ernährung haben (Brown-Séquard).

Die Angabe, daß bei Froschmännchen der Umklammerungsreflex (S. 264) nach Entleerung oder Exstirpation der Samenblasen fehle (Tarchanoff), wird bestritten (Steinach); nur Kastration hat diese Wirkung. Bei Ratten und Meerschweinchen hebt auch Exstirpation der Samenblasen und der Prostata den Geschlechtstrieb nicht auf, macht aber den Koitus unfruchtbar (Steinach).

b. Die Erektion und die Ejakulation.

Die Samenentleerung ist die Folge einer komplizierten Erscheinungsreihe, welche normal von gewissen psychischen Motiven ausgeht. Die Neigung zu solchen Zuständen, oder das, was man als Lebhaftigkeit des Geschlechtstriebes bezeichnet, wird durch körperliche und geistige Anstrengung, Sorge, kärgliche Ernährung beträchtlich herabgesetzt.

Vorbedingung für die normale Entleerung ist die Erektion, d. h. eine strotzende Blutanfüllung der drei Corpora cavernosa, wodurch der Penis verlängert und zu einer abgerundet prismatischen Form gesteift wird; zugleich richtet er sich in die Höhe, wegen der Kürze des Aufhängebandes, und nimmt eine leichte nach der Bauchseite konkave Krümmung an. Das Wesen der Erektion ist noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Corpora cavernosa bilden ein kommunizierendes Höhlensystem, welches eine Erweiterung der Venen darstellt (v. Frey). Da die Septa der schwammigen Räume glatte Muskelfasern enthalten, also das Lumen der Corpora cavernosa aktiv verändern können, so sind zwei Erklärungen für die Erektion möglich, nämlich: 1. ein vermehrter Zufluß durch Nachlaß einer im Ruhezustande vorhandenen tonischen Kontraktion (Kölliker); 2. eine Hemmung des Blutabflusses aus den Schwellkörpern durch Kompression der abführenden Venen. Hauptsächlich scheint das erstere stattzufinden; beim Hunde gibt Reizung der Nervi erigentes (Fäden, die von den Sakralnerven zum Plexus hypogastricus gehen) Erektion (Eckhard); bei dieser Reizung bluten zugleich angeschnittene Arterien des Penis stärker (Lovén); die Erektionsnerven, zu welchen auch sympathische zum Plexus hypogastricus tretende Fäden zu rechnen sind (François-Franck), müssen also zu den gefäßerweiternden Nerven gezählt werden, jedoch erstreckt sich ihre Erweiterungswirkung auch auf Bezirke, welche morphologisch dem Venensystem zugehören; in den Ar-

terien des Penis erreicht der Blutdruck bei der Erektion $^1/_6$ von dem der Karotis (LOVÉN). Die vasomotorischen Fasern des Penis gehen durch den N. pudendus (nur konstriktorisch wirkend, FRANÇOIS-FRANCK) und die N. dorsales penis; Durchschneidung derselben bewirkt für sich keine Erektion, sondern verhindert dieselbe für die Zukunft (HAUSMANN & GÜNTHER). Auch eine Kompression der abführenden Venen, namentlich auf der Höhe der Erektion, erscheint möglich durch trabekuläre, aus glatten Muskelfasern bestehende Vorsprünge in den Venen des Plex. Santorini (LANGER); auch treten die Vv. profundae durch die Corpora cavernosa selbst hindurch (LANGER), und außerdem durch den M. transversus perinei prof. (HENLE). Die Volumzunahme des Penis ist dadurch ermöglicht, daß die Arterien eine rankenförmige Aufwickelung besitzen (Arteriae helicinae), und die Haut im Praeputium eine Falte besitzt, welche bei der Erektion verstreicht, wobei die Eichel sich entblößt.

Das nächste Zentrum für die Erektion liegt im Lendenteil des Rückenmarks (GOLTZ). Nach Durchschneidung an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark bewirkt bei Hunden mechanische Penisreizung noch reflektorische Erektion (starke Reizung sensibler Nerven verhindert diesen, wie andere Reflexe, S. 269), nicht aber nach Zerstörung des Lendenmarks. Das Gehirn steht mit diesem Zentrum in Verbindung; dies ergibt sich schon aus der Erektion durch psychische Zustände; ferner tritt bei Reizung einer Stelle des Gyrus sigmoideus (PUSSEP), ferner der Pedunculi cerebri, des Halsmarks etc. (SÉGALAS, BUDGE, ECKHARD) Erektion ein, so auch häufig bei Erhängten.

Die Entleerung des Samens erfolgt reflektorisch durch anhaltende (S. 267) mechanische Reizung des erigierten Penis, welcher besonders entwickelte Nervenendorgane besitzt. Auch andere Reize der Urogenitalgegend, z. B. starke Füllung der Blase, können Samenentleerung bewirken, jedoch normal nur im Schlafe (Pollutiones nocturnae). Die Zentra für den Ejakulationsvorgang scheinen mit den Erektionszentren identisch zu sein.

Beim Meerschweinchen bewirkt Reizung eines auf der Cava inf. in der Höhe der Nierenvenen liegenden Ganglions Ejakulation ohne Erektion (RÉMY). Ebenso wirkt Reizung des isolierten Lendenmarks, während die Abtrennung desselben an sich Ejakulation und Erektion macht, woraus man auf Hemmungsnerven schließt, welche durch das Mark verlaufen (SPINA).

Die Entleerung des Samens aus den Samenbehältern in die Harnröhre geschieht wahrscheinlich durch peristaltische Kontraktionen der mit glatter Muskulatur versehenen Samenleiter und Samenblasen, die Entleerung aus der Harnröhre aber (Ejaculatio seminis) durch rythmische

Kontraktionen der Mm. bulbo- und ischio-cavernosi. Dem sich entleerenden Samen mischen sich die oben genannten Sekrete bei. Die Menge des entleerten Samens wird zu 0,75—6 ccm angegeben.

An der Erektion nimmt auch das Caput gallinaginis teil. Man nimmt gewöhnlich an, daß dasselbe die Harnröhre absperrt und dadurch sowohl die Harnentleerung bei der Erektion, als auch das Eindringen des Samens in die Blase verhindert. Dem wird neuerdings widersprochen (Walker): zur Absperrung sei der Vorsprung zu klein; seine Bedeutung liege vielmehr darin, daß er die Mündungen der beiden Ductus ejaculatorii so in das Lumen der Harnröhre hineinschiebt, daß die konzentrisch mündenden Prostatakanälchen (S. 598) ihr Sekret sofort innig mit dem Samen mischen. — Zu erwähnen ist noch, daß das Prostatasekret nur zur Volumvermehrung des Samens dient, für die Befruchtung aber entbehrlich ist; bei Tieren kann man mit bloßem Hodensamen, der mit alkalischer Kochsalzlösung verdünnt ist, künstliche Befruchtung bewerkstelligen (Ivanoff).

6. Die Begattung und Konzeption.

Die Konzeption erfordert eine Berührung des Samens mit dem gelösten Ei. Auch künstliche Befruchtung ist möglich; selbst sehr kleine Mengen Samen genügen zur Befruchtung, sobald sie noch Samenkörper enthalten, während Samen, welcher durch Filtration von den letzteren befreit worden, wirkungslos ist (Spallanzani).

Die für die Zuführung des Samens zum Ei erforderlichen Akte heißen Begattung. Bei Tieren, deren Eier sich im mütterlichen Körper entwickeln, muß der Samen in denselben eingeführt werden (innere Begattung); ebenso bei denjenigen eierlegenden Tieren, deren Eier vor der Entleerung sich mit akzidentellen Hüllen umgeben (S. 690), so daß sie nach der Entleerung nicht mehr befruchtungsfähig sind. Dagegen kann bei den nackte Eier entleerenden Tieren die Befruchtung nach der Entleerung geschehen, und die Begattung besteht hier entweder in einem Umklammern des Weibchens durch das Männchen bis zur Entleerung der Eier, wobei der Samen über letztere ergossen wird, wie bei den Fröschen (vgl. S. 264, 697), oder in bloßem Verfolgen der Weibchen durch die Männchen bis zur Entleerung der Eier, wie bei den Fischen. Auf die mannigfachen Modifikationen dieser Vorgänge bei den niederen Tieren kann hier nicht eingegangen werden.

Bei den höheren Wirbeltierklassen und beim Menschen findet innere Begattung statt. Der in die Scheide eingeführte erigierte Penis wird beim Menschen durch die Reibung an der unebenen Scheidenwand und durch den fest umschließenden Constrictor cunni in der schon erwähnten Weise bis zur reflektorischen Ejakulation gereizt, unter allgemeinen Aufregungserscheinungen beider Teile. Auch in den weiblichen Geschlechtsorganen

treten durch die sensiblen Reize beim Koitus gewisse Reflexbewegungen ein, welche wahrscheinlich hauptsächlich die Aufnahme des Samens in die inneren Genitalien befördern. Als solche werden angegeben: eine senkrechtere Aufstellung des Uterus (vielleicht durch Erektion desselben, ROUGET) und vermutungsweise peristaltische Bewegungen des Uterus und der Tuben, nach dem Ovarium gerichtet, welche wenigstens bei Tieren beobachtet sind. Diese würden erklären, wie ein Teil des Samens trotz der in den Tuben entgegengesetzt gerichteten Flimmerbewegung zum Ovarium geleitet wird, ein Vorgang, für welchen die regellose Bewegung der Zoospermien kaum verwertet werden kann. Nach der Ejakulation hört die Erektion und die psychische und physische Aufregung sehr schnell auf, beim Manne früher als beim Weibe; bei beiden Geschlechtern folgt eine andauernde Ermattung nach. Beim Weibe wird durch die erste Begattung das Hymen, meist unter geringer Blutung, zerrissen.

Der Ort der Berührung zwischen Ovulum und Samen wird natürlich vom Zufall abhängen. Soll aber Befruchtung eintreten, so muß die Berührung jedenfalls vor der Anlegung der tubalen Umhüllungen, also bei Vögeln, Kaninchen etc., wahrscheinlich auch beim Menschen, im Anfangsteil der Tuben erfolgen, zumal hier das Ovulum etwas zu verweilen scheint (S. 692). Daß der Samen soweit vordringt, ist sicher; man findet häufig bei Säugetieren nach der Begattung die Oberfläche der Ovarien mit Samenfäden bedeckt (BISCHOFF); hierdurch sind auch die zuweilen vorkommenden Ovarial- und Abdominalschwangerschaften zu erklären.

Die Tatsache, daß das menschliche Weib, mit Ausnahme der Menstrualzeit selbst, zu jeder Zeit konzipieren kann, hat früher zu der Annahme geführt, daß der Koitus selbst zu einer extraordinären Eilösung führen kann. Diese Annahme wird jetzt nur noch sehr vereinzelt vertreten. Es entsteht dann die Frage, ob der fruchtbare Koitus das vor ihm oder das nach ihm gelöste Menstrualei befruchtet. Beides erscheint a priori möglich, da einerseits das Ei lange Zeit braucht, um die Tuben zu durchwandern, andrerseits der Samen in den weiblichen Genitalsekreten sich lange erhält.

Man nimmt allgemein an, daß die menstruale Blutung mit einer Vorbereitung des Uterus für eine Konzeption zusammenhängt (PFLÜGER). Festgestellt ist, daß schon 10 Tage vor der Blutung die Uterusschleimhaut zu schwellen beginnt, und daß dann ziemlich plötzlich, zuweilen unter wehenartigen Uteruskontraktionen, die Blutung aus den erweiterten Gefäßen auftritt; ferner ist es wahrscheinlich, daß die Eilösung mit dem Beginn der Schwellung zusammenfällt, also der Blutung 1—2 Wochen vorauf-

geht. Nur wenn das gelöste Ei befruchtet wird, geht die Schwellung nicht in Blutung über, sondern entwickelt sich weiter zu einer Deziduabildung (s. unten); die „Menstruation", d. h. die Blutung, bleibt also dann aus. Hiernach wäre also das befruchtete Ei das vor der ersten ausgebliebenen Menstruation gelöste, und die Schwangerschaftsdauer, welche gewöhnlich von der letzten Menstrualblutung ab gerechnet wird, und so 280 Tage beträgt, ist, von der Lösung des befruchteten Eies gerechnet, auf etwa 262 Tage zu veranschlagen. Für die Aufnahme des Samens soll der etwas erweiterte Zustand des Uterus nach der Menstrualblutung am günstigsten sein; so erklärt es sich, daß die Koitus in den ersten Wochen nach der Blutung häufiger zu Konzeptionen führen als spätere; der Samen würde, um das nächste Ei im Tubenanfange zu treffen, höchstens 13 Tage sich in den weiblichen Genitalien zu erhalten haben, da die Blutung etwa 5 Tage dauert und die Eilösung etwa 10 Tage vor den Zeitraum fällt, an welchem die nächste Blutung beginnen würde.

Dem gegenüber findet noch immer die Ansicht Vertretung, daß die Blutung mit der Eilösung zeitlich ziemlich zusammenfällt, und daß somit ein fruchtbarer Koitus das bei der letzten Menstruation gelöste Ei befruchtet. Hierbei entsteht aber die Schwierigkeit, daß die menstruelle Veränderung der Schleimhaut im Falle der Konzeption schon vorüber ist, also zur Bildung der Decidua vera nichts beitragen kann. Wichtig ist, daß die Umbildung der Schleimhaut in eine Decidua vera nicht an die Anwesenheit eines befruchteten Eies im Uterus gebunden ist, sondern nur an das Vorhandensein eines solchen überhaupt, da sie auch bei Extrauterinschwangerschaften eintritt.

7. Die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge innerhalb des Eies.

Um befruchtet werden zu können, muß das oben S. 689 beschriebene Ei noch eine Veränderung durchmachen, welche man als Reifung bezeichnet. Dieselbe ist von der Eilösung unabhängig und kann sich sowohl vor derselben, wie bei Säugetieren, als nach derselben, ja ziemlich gleichzeitig mit der Befruchtung selbst, vollziehen. Das Wesentliche der Reifung ist das Verschwinden des Keimbläschens (Purkinje) und die Entwicklung des Eikerns (Bütschli, Hertwig u. A.).

Das Keimbläschen *kb*, Fig. 223 *A* (*kf* ist der Keimfleck), rückt an die Oberfläche des Dotters, und zwar an dessen animalen Pol (S. 689),

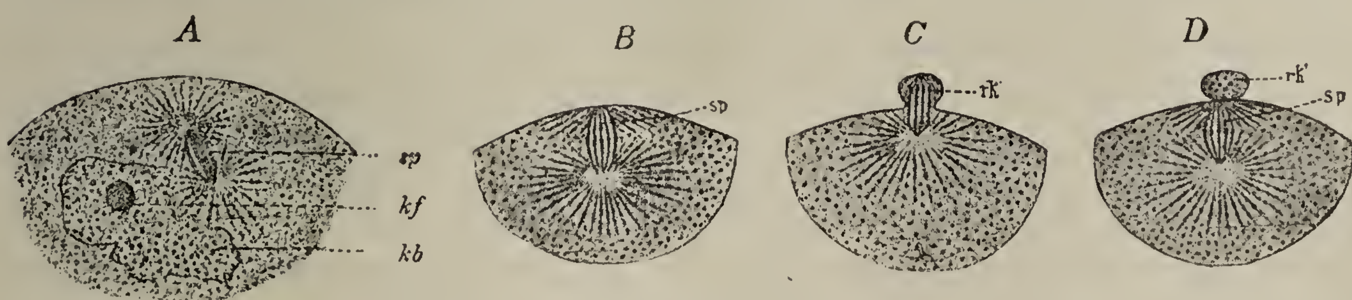


Fig. 223.

und entwickelt an seinem Rande eine Kernspindel *sp*, welche senkrecht zur Oberfläche stehend, diese vordrängt (*B*), und den neuen äußeren Kern *rk* (*C* und *D*) samt einem ihn einhüllenden kleinen Protoplasmaanteil aus dem Ei herausschiebt. Die so durch eine knospenartig inäquale Teilung (S. 688) entstandene neue Zelle heißt Richtungskörper oder Polzelle. Der im Ei zurückgebliebene Kern vollzieht denselben Prozeß an derselben Stelle noch einmal, es wird eine zweite Polzelle ausgestoßen, und auch die erste Polzelle teilt sich meist in zwei. Der hiernach im Ei zurückgebliebene Kern heißt Eikern oder weiblicher Pronukleus; er kehrt in das Innere des Dotters zurück.

Die Befruchtung des Eies erfolgt, wie jetzt für alle Fälle geschlechtlicher Zeugung festgestellt ist, dadurch, daß von den zahlreichen Samenkörpern, welche das Ei umschwärmen, einer durch die Zona in das Ei eindringt, sei es durch eine Mikropyle (S. 689), sei es mittels aktiver Durchbohrung.

Das Eindringen durch die Mikropyle wird bei manchen Eiern durch einen aus letzterer herausragenden kontraktilen „Imprägnationspfropf" gefördert (van Beneden). Bei anderen Eiern (Asterias, Fol) kommt da, wo der Kopf des Samenkörperchens anstößt, die oberflächliche Protoplasmaschicht demselben in Gestalt eines Hügels („Empfängnishügel") entgegen (Fig. 224, *A*). Nach der Einbohrung löst sich von diesem

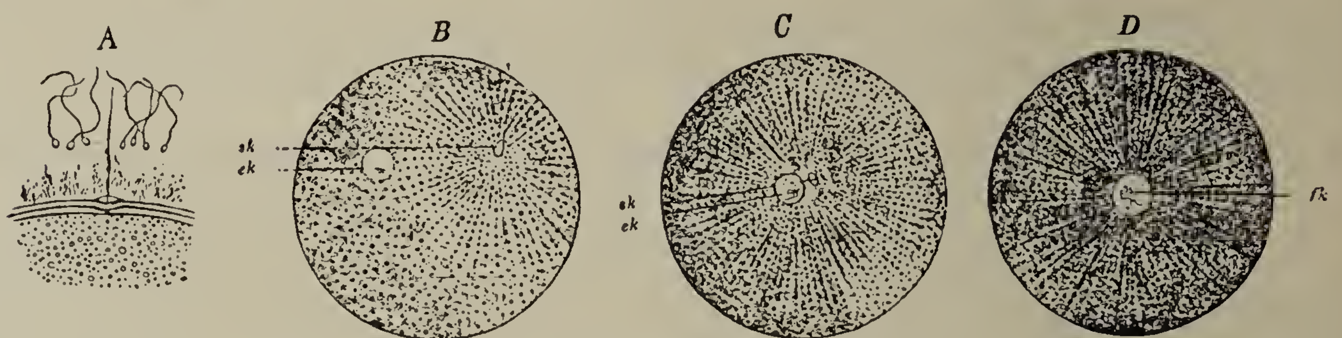


Fig. 224.

Hügel ausgehend eine Membran vom Dotter ab, die Dotterhaut. Dieselbe verhindert das Eindringen weiterer Zoospermien, welches nur bei abnormer Beschaffenheit des Eies eintritt („Polyspermie").

Der Faden des eingedrungenen Samenkörpers verschwindet schnell, der Rest entwickelt aus dem Kopf einen aus chromatischer Substanz bestehenden Kern, den Spermakern oder männlichen Pronukleus (*sk*, Fig. 224 *B*), und aus dem Mittelstück, welches sich nach dem Eizentrum hin dreht, ein Zentrosom (S. 122), von dem aus sich sofort eine Strahlenfigur bildet. Der Spermakern rückt dabei schnell auf den ihm langsamer entgegenkommenden Eikern *ek* zu (*C*) und beide vereinigen sich schließlich (*D*) zu dem Furchungskern *fk*, von welchem die Furchung des

Eies (Kap. XV) ausgeht. Dieser merkwürdige Vorgang (Boveri, Fol, O. Hertwig) heißt die Konjugation.

Während bei der gewöhnlichen Kernteilung (S. 122 f.) die Zahl der chromatischen Fäden oder Chromosomen sich durch den Spaltungsvorgang verdoppelt, so daß jeder der beiden Tochterkerne dieselbe Zahl erhält, welche der alte Kern hatte, erfolgt bei der Bildung der zweiten Polzelle (s. oben) nur eine Reduktionsteilung (Weismann), so daß sowohl diese wie der Eikern nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl empfängt, d. h. wo die Chromosomen in „Vierergruppen" angeordnet sind, der Eikern von jeder Vierergruppe nur zwei enthält. Ganz ebenso ist es bei der zweiten Teilung der Spermatogonien; also auch jede Spermatide (S. 695), und demgemäß auch der Spermakern, enthält nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl. Hierdurch wird bewirkt, daß der durch die Konjugation entstehende Furchungskern die Normalzahl der Chromosomen enthält, und es erhellt, daß die geschlechtliche Zeugung in der Bildung eines aus einem gleichen männlichen und weiblichen Anteil zusammengesetzten normalen Zellkerns besteht.

Diese Auffassung wird befestigt durch die Beobachtung, daß bei der Parthenogenesis oft die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt (Weismann), wenigstens in den Fällen, wo aus den unbefruchteten Eiern Weibchen hervorgehen (Blochmann). Bei den Bienen (s. unten), wo parthenogenetisch Männchen entstehen, wird zwar in den betr. Eiern eine zweite Polzelle gebildet, die Polzellen bleiben aber im Ei, und es findet zwischen den Produkten der zweiten Kernteilung Konjugation zu einem Furchungskern von normaler Chromosomenzahl statt (Petrunkewitsch).

Die Parthenogenesis kommt überall nur neben geschlechtlicher Zeugung vor, und liefert stets nur Individuen eines einzigen Geschlechts (z. B. bei den Bienen und bei Polistes, einer Wespenart, männliche, bei den Psychiden weibliche). Das bekannteste Beispiel, das der Bienen, möge hier nähere Betrachtung finden: Im Bienenstocke finden sich drei Arten von Individuen: Männchen (Drohnen), zeugungsunfähige Weibchen (Arbeiter), und Ein zeugungsfähiges Weibchen (Königin). Die Königin wird einmal bei dem sog. Hochzeitsfluge von einem der sie umschwärmenden Männchen befruchtet und kehrt mit gefülltem Receptaculum seminis zurück. Sie ist jetzt imstande, beim Legen die Eier zu befruchten oder unbefruchtet zu lassen: in die Drohnenzellen gelangen unbefruchtete, in die Arbeiterzellen befruchtete Eier. Der Zutritt oder Nichtzutritt des Samens hängt entweder vom Willen (Instinkt) der Königin oder von den mechanischen Verhältnissen der Wabenzelle, in welche sie den Hinterleib eindrängt, ab. Ob ein befruchtetes Ei sich zum Arbeiter oder zur Königin entwickelt, ist von der Fütterung der Larve durch die Arbeiter, vielleicht auch von der Form und Größe der Wabenzelle abhängig.

Bei vielen Tieren, z. B. Schwein (Bischoff), Kaninchen (Hensen), Huhn (Oellacher), Salpen (Kupffer), erfolgen zwar die ersten Stadien der Furchung auch ohne Befruchtung, also parthenogenetisch, aber in so unvollkommener Weise, daß es fraglich ist, ob diese Vorkommnisse der Parthenogenesis an die Seite gestellt werden dürfen.

Bei sehr vielen unbefruchteten Eiern kann man künstlich durch Zusätze von Chemikalien zur umgebenden Flüssigkeit, Veränderungen des osmotischen Druckes u. dgl. ziemlich weitgehende Furchung, bei Echinodermen bis zum Larvenstadium, hervorrufen (Loeb u. A.).

8. Die äußeren Schicksale des befruchteten Eies und die Geburt.

Während die unbefruchteten Menstruationseier im Uterus zu Grunde gehen, wird im Falle der Befruchtung das Ei im Uterus festgehalten und bleibt in demselben während einer bestimmten Zeit (Schwangerschaft, Trächtigkeit, Graviditas, Gestatio). Am Schlusse derselben erfolgt die Entleerung des Eies (Geburt, Partus).

Die Festhaltung des Eies geschieht dadurch, daß es sich an die sich stark verdickende Uterinschleimhaut (Decidua vera) anlegt und letztere das Ei umwächst und über demselben zusammenwächst, es vollständig umschließend (Decidua reflexa). Das Wuchern der Uterinschleimhaut erfolgt hauptsächlich durch starke Verlängerung und Krümmung der schlauchförmigen Drüsen. An der ursprünglichen Insertionsstelle (auch Decidua serotina genannt) bildet sich durch im 15. Kap. zu erörternde Vorgänge die Plazenta, ein gefäßreiches Organ, welches aus zwei sich innig verbindenden und beim Menschen nicht ohne Zerreißungen trennbaren Teilen, einem fötalen und einem uterinen besteht. Der Uterus selbst vergrößert sich in all seinen Teilen, namentlich aber in der Muskulatur, mit dem wachsenden Ei, und nimmt eine diesem entsprechende abgerundete Gestalt an. Am Schlusse der Schwangerschaft hat er von 30—40 g auf etwa 1000 g zugenommen.

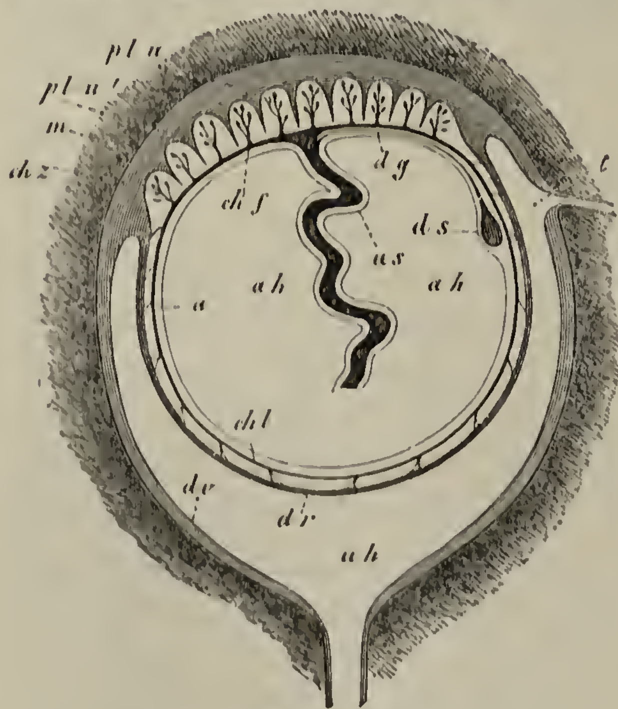


Fig. 225.

Fig. 225 (nach Kölliker) stellt schematisch einen Längsschnitt durch den Uterus am Ende der Schwangerschaft dar. *dv* ist die Decidua vera, *dr* die Decidua reflexa; der der Deutlichkeit halber zwischen beiden gelassene Raum *uh* existiert in Wirklichkeit nicht. *m* Muscularis des Uterus, *t* Mündung einer Tube, *plu* Placenta uterina, *plu'* Fortsätze derselben zwischen die Zotten *chz* des Chorion frondosum *chf* (Placenta foetalis); *chl* Chorion laeve, *a* Amnion, *as* Amnionscheide des Nabelstrangs; der Fötus ist weggelassen; *dg* der Dottergang, *ds* der Dottersack.

Die Ansichten über den Vorgang, durch welchen das befruchtete Ei sich im Uterus befestigt, haben vielfach gewechselt. Neuerdings wird wieder gelehrt (Peters u. A.), daß das Ei die Epithelschicht der Schleimhaut durchbohrt und in das blutreiche Binde-

gewebe gelangt, dessen Wucherung beim Wachstum des Eies die Decidua reflexa bildet. Das Blut soll zur ersten Ernährung des Eies dienen (Bonnet). Bedingung für die Anheftung ist die Gegenwart eines Corpus luteum, nach dessen Exstirpation sie ausbleibt; der Eierstock soll mittels des Corpus luteum durch innere Sekretion Substanzen liefern, welche den Uterus beeinflussen (Born; Fränkel & Cohn).

Die Schwangerschaft dauert, von der letzten Menstrualblutung gerechnet (vgl. auch S. 701), 10 Menstruationsperioden, d. h. die Geburt erfolgt in der Regel am 280. Tage. Es sind anscheinend dieselben, auch während des Ausfalls der Menstruation sich in gleicher Periodik mehr latent wiederholenden Genitalveränderungen, welche in Verbindung mit den durch die Spannung u. dgl. gegebenen permanenten Reizen den Reflex der Entleerung herbeiführen; zumal auch Aborte am häufigsten in den Zeiten der latenten Menstruationen sich einstellen.

Von Interesse für diesen Zusammenhang ist die große Empfindlichkeit des Ovariums, von welchem zahlreiche Reflexe auf Herz und Gefäße ausgelöst werden können (Buys).

Vom Mechanismus der Geburt können hier nur die Grundzüge kurz angeführt werden (Näheres s. in den geburtshilflichen Lehrbüchern). Die Austreibung erfolgt durch periodische schmerzhafte Kontraktionen der Uterusmuskulatur, die Wehen, welche immer häufiger und stärker, und auf der Höhe durch die Bauchpresse unterstützt werden. Sie bewirken zunächst eine Erweiterung und völliges Verstreichen des Muttermundes, durch welchen die aus Decidua reflexa, Chorion und Amnion bestehende Eiwand (s. Fig. 225) hervorgetrieben wird, welche demnächst zerreißt und einen Teil des Liquor amnii (Fruchtwasser) abfließen läßt. Der jetzt ungleichmäßiger auf die Innenwand des Uterus drückende Embryo verstärkt die Wehen, und wird durch dieselben allmählich, meist mit dem Kopfe voran, durch das Becken und die sich erweiternde Vagina und Vulva herausgetrieben, wobei der Kopf durch die Verschiebbarkeit der Schädelknochen, das Becken durch geringe Nachgiebigkeit seiner Knochenverbindungen sich etwas adaptiert.

Die Innervation des Uterus ist derjenigen der Blase (S. 589f.) sehr analog, und erfolgt hauptsächlich vom Lendenmark her durch Vermittlung des Gangl. mesent. inf. und des Plexus hypogastricus. Daß auch die Sakralnerven (Erigens) an den Uterus Fasern abgeben (Frankenhäuser u. A.), wird bestritten (Langley & Anderson).

Nach v. Basch & Hofmann sollen die lumbalen Nerven nur die Ringfasern, die sakralen nur die Längsfasern zur Kontraktion bringen; nach Fellner sind die Nerven identisch mit denjenigen des Mastdarms und in ihrer Wirkung ebenso verteilt (vgl. S. 618): beides wird von Langley bestritten.

Der Uterus wird durch dyspnoisches Blut erregt (Oser & Schlesinger), so daß Erstickung, Kompression der Aorta (Spiegelberg), Verblutung u. s. w. bei trächtigen Tieren Uteruskontraktionen bewirken können. Man hat daher mehrfach außer den Zentren im Lendenmark auch Zentra in der Nähe des Uterus oder in dessen Substanz angenommen. Von höheren Stellen des Zerebrospinalorgans bis zum Kleinhirn hinauf sind auf direkte oder dyspnoische Reizung Einwirkungen auf den Uterus beobachtet. Für die Geburt genügt das im Lendenmark gelegene Zentrum; denn der Eintritt derselben ist bei Hündinnen mit isoliertem Lendenmark beobachtet (Goltz u. A.).

Der Druck im Uterus setzt sich zusammen aus dem allgemeinen Abdominaldruck, welcher besonders mit den Atmungsphasen variiert, und aus der eigenen Spannung der Uteruswand; durch eingeführte, mit Manometern verbundene Wasserbeutel läßt sich der Druck annähernd bestimmen und graphisch registrieren (Schatz, Polaillon). Er beträgt etwa 100 mm Hg, wovon zwei Drittel auf eigene Spannung kommen; die Abdominaleinflüsse sind im Uterus kleiner als in der Scheide, solange der Muttermund geschlossen ist. Die Dauer einer Wehe ist im Mittel 106 sek, der Schmerz tritt später ein und endet früher als die Kontraktion, und fehlt bei schwachen Kontraktionen ganz; er scheint erst bei Drucksteigerungen um mehr als 10 mm zu beginnen. Nach Westermark steigt der Druck auf der Höhe der Geburt für das etwa 8 sek dauernde Wehenmaximum bis 400 mm Hg. Die Kraft der Wehe wird zu 88, der Gesamtdruck auf das Ei auf der Höhe zu 154 kg, die Arbeit einer Wehe zu 9 kg-m berechnet (Polaillon). Mit zunehmender Entleerung steigt die Kraft, sowohl durch die Wandverdickung als auch durch die günstigeren Verhältnisse bei Verkleinerung des Hohlorgans (Schatz).

Beim nicht trächtigen Kaninchen sind spontane rythmische Kontraktionen des Uterus (Frommel) und der Vagina (Jastreboff) beobachtet, ebenso am ausgeschnittenen Schafuterus bei künstlicher Zirkulation (Nawrocki & Skabitschewski), welche aber möglicherweise durch die Untersuchungsmethode bedingt sind. Die Nerven der Scheide, Konstriktoren und Dilatatoren für die Muskulatur und die Gefäße, kommen aus dem Grenzstrang und gehen durch das 2. Lumbar- bis 4. Sakralganglion (Langley).

Der völlig geborene Embryo hängt noch mit der Plazenta durch den langen Nabelstrang (Kap. XV) zusammen, welcher bisher Atmung und Ernährung vermittelte. Durch die Kontraktionen des Uterus löst sich aber die Plazenta in toto, also auch der uterine Teil, vom Uterus ab, ein Vorgang, welcher natürlich mit Blutung verbunden ist. Sobald die Plazenta sich abzulösen beginnt, hört die fötale Respiration durch das mütterliche Blut auf und es tritt infolgedessen eine dyspnoische Veränderung der fötalen Blutgase ein, welche, vielleicht in Verbindung mit dem Luftreiz, die erste Inspiration durch die Lungen veranlaßt (vgl. S. 552). Die noch im Uterus befindliche Plazenta ist jetzt für das Kind unwesentlich, und der Nabelstrang, dessen Arterien zu pulsieren auf-

hören und sich bald von selbst schließen (S. 524), kann, selbst ohne die gewöhnlich beim Menschen erfolgende Unterbindung auf fötaler Seite, durchschnitten werden; bei Tieren erfolgt diese Trennung durch Abreißen oder Durchbeißen. Das Kind ist mit dem angehäuften Hauttalg (Vernix caseosa) überzogen. Nachdem die Austreibung der Plazenta mit den Eihäuten, die sog. Nachgeburt, erfolgt und durch fortschreitende Kontraktionen des Uterus (Nachwehen) die mütterliche Blutung gestillt ist, beginnt eine Regeneration der Uterusschleimhaut und Verkleinerung der Muskelschicht mit Neubildung von Faserzellen; erstere ist mit einem schleimigen, anfangs bluthaltigen Ausflusse (Lochien) verbunden; der Ausfluß dauert 2 Wochen, die volle Regeneration 2 Monate. — Mit der Geburt beginnen die mütterlichen Milchdrüsen zu sezernieren, und erst beim Nachlaß dieser Sekretion, etwa nach 10 Monaten, tritt die seit der Befruchtung unterbrochene Menstruation wieder ein.

Fünfzehntes Kapitel.

Die Entwicklung im Ei und nach der Geburt.

Geschichtliches. Obgleich das Altertum, namentlich Aristoteles, schon mannigfache Kenntnisse über einzelne entwicklungsgeschichtliche Stadien besaß, wurden erst im 17. Jahrhundert von Fabricius ab Aquapendente, Harvey, Spigelius u. A. umfassendere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere, namentlich aber des bebrüteten Hühnereies, gemacht, welche letztere Malpighi 1687 vorzüglich beschrieb; die Entwicklung des Säugetieres mußte, da das Ovulum noch unbekannt war (vgl. S. 685), namentlich in ihren Anfängen unverständlich bleiben. Die erste Erwähnung eines Furchungsstadiums findet sich bei Swammerdam für das Froschei. Die Begründung der heutigen Entwicklungslehre ist das Verdienst von Casp. Friedr. Wolff († 1794), welcher 1750—1769 mit der Erkenntnis der Darmrohrbildung durch Abschnürung, der Entdeckung des nach ihm benannten Organs und vieler anderen wichtigen Entwicklungsvorgänge eine gänzliche Umwälzung dieses Gebietes hervorbrachte, und zugleich die Lehre von den Keimblättern, ja sogar die Zellenlehre annähernd aussprach. Er entschied auch den namentlich im 18. Jahrhundert geführten Streit zwischen der Theorie der Evolution und der Epigenese; die erstere behauptete, daß der Embryo im Ei schon enthalten sei und durch die Entwicklung nur frei werde, womit folgerichtig die Annahme einer unendlichen Einschachtelung der Generationen verbunden wurde; die andere ließ den Embryo im Ei aus einer einfachen Anlage erst entstehen. Wolff's Arbeiten bewiesen das letztere. Auf seine Arbeiten, welche erst 1812 ins Deutsche übertragen wurden, stützten sich alle folgenden Untersucher. Unter ihnen sind vor allem zwei Schüler Döllinger's zu nennen: Pander, der

Begründer der Lehre von den Keimblättern (1817), und K. E. v. Baer (schon S. 685 als Entdecker des Ovulums genannt), der Ausbilder derselben und zugleich Schöpfer der vergleichenden Entwicklungslehre (1819—1834). Die Furchung wurde am Frosche 1824 von Prevost & Dumas entdeckt, 1826 von Rusconi und v. Baer richtig aufgefaßt. Schwann's Zellenlehre (1838) vertiefte die Studien über die Entwicklung, namentlich über die Furchung, beträchtlich, besonders nachdem die Zellnatur des Ovulums durch die Entdeckung des Keimbläschens und Keimflecks (S. 685) festgestellt war; v. Siebold, Bischoff, Reichert, Kölliker, Remak, deren Arbeiten auch in allen speziellen Punkten für die Entwicklungsgeschichte von größter Bedeutung waren, zeigten, daß die Furchung eine wahre Zellteilung ist, und daß die von Schwann angenommene freie Zellbildung nicht existiert. Eine besondere Richtung erhielt in neuester Zeit die Entwicklungsgeschichte unter dem Einfluß der Theorie von Ch. Darwin (1859), durch den von Agassiz und Häckel (1875) aufgestellten Satz von der Uebereinstimmung der individuellen und der Stammesentwicklung, welcher namentlich auf die vergleichende Entwicklungsgeschichte und auf die Theorie der Keimblätter bedeutend eingewirkt hat.

1. Allgemeines.

Die Entwicklung der Eier geschieht bei den meisten Tieren nach ihrer Ausstoßung, in den verschiedensten dazu geeigneten Lokalitäten. Für die Entwicklung ist eine bestimmte Temperatur erforderlich, welche bei den eierlegenden Tieren teils durch die zum Ablegen gewählte Lokalität, teils durch die Sonnenwärme gegeben ist, teils endlich durch Ausbrütung mittels der Körperwärme der Eltern unterhalten wird; sie kann auch künstlich ersetzt werden (künstliche Brütung). Bei den Säugetieren liefert die Mutter die Brutwärme. Die zweite Bedingung der Entwicklung ist der Zutritt von Sauerstoff. Der Verkehr mit der Atmosphäre oder dem gashaltigen Wasser geschieht durch die porösen Eihüllen hindurch, unter welchen bei größeren Eiern ein respirierendes gefäßreiches Organ sich entwickelt. Bei den im Uterus der Mutter sich entwickelnden Eiern der Säugetiere tritt dies Organ behufs Atmung und Ernährung in der Plazenta mit dem mütterlichen Blute in osmotischen Verkehr.

Die Atmung des Eies während der Entwicklung ist am leichtesten am Hühnerei nachzuweisen, dessen Entwicklung 21 Tage dauert. Ueberfirnissung der Eischale bringt den Embryo schnell zum Absterben. Die Kohlensäureproduktion ist anfangs im Verhältnis zur Sauerstoffaufnahme gering, weil mehr Aufbau als Zersetzung stattfindet. In den ersten Brütungstagen findet, wie Vergleichung mit bebrüteten unbefruchteten Eiern zeigt, auch Kohlensäurebildung im Ei außerhalb des nur einen winzigen Teil ausmachenden Embryos statt, später wächst sie stark und erreicht vom 9. Tage ab p. Kilo und Stunde ziemlich dieselbe Höhe wie beim erwachsenen Huhn (Bohr & Hasselbalch). Ueber die chemischen Vorgänge im bebrüteten Ei ist noch wenig bekannt; Kollagen tritt erst nach dem 10. Tage auf (L. Liebermann). Als Optimum der Bruttemperatur wird 38—39° angegeben (Féré). — Ueber Atmung und Stoffumsatz durch die Plazenta s. unten S. 719f.

Die Ausbildung des Eies zum vollkommenen, dem erzeugenden ähnlichen Organismus geschieht nicht immer in ununterbrochener Entwicklung. Bei gewissen Tierklassen, z. B. Insekten, bleibt die Entwicklung auf bestimmten Stufen längere Zeit stehen; das unfertige Tier (Larve) besitzt eine vom fertigen ganz verschiedene Gestalt und zeigt willkürliche Bewegung, Nahrungsaufnahme und Verdauung etc. Selbst Zeugung, freilich meist nur ungeschlechtliche, kommt in solchen Larvenzuständen vor; in diesem Falle nennt man den Vorgang Generationswechsel. Natürlich sind Larven, namentlich im letzteren Falle, wo sie alle Funktionen zeigen, vielfach als besondere Tierarten beschrieben worden, bis der Zusammenhang erkannt wurde.

Im Folgenden können nur die Grundzüge der Entwicklungslehre dargestellt werden; es wird auf die Werke von Kölliker, Hertwig und Kollmann verwiesen.

2. Die Furchung.

Der erste Entwicklungsakt ist die fortschreitende Teilung der Eizelle, welche als Furchung bezeichnet wird. Bei den Säugetieren und Amphibien findet totale (holoblastische) Furchung statt, bei Vögeln, Reptilien und Fischen dagegen nur partielle (meroblastische), d. h. es furcht sich nur der den Furchungskern enthaltende Hauptdotter (S. 689) oder Bildungsdotter. Der Nebendotter beteiligt sich nicht morphologisch, sondern nur durch Abgabe chemischer Bestandteile am Aufbau des Embryos; man nennt ihn deshalb auch den Nahrungsdotter.

Bei Säugetieren beginnt die Furchung schon wenige Stunden nach der Befruchtung, so daß das Ei erst auf einer späteren Entwicklungsstufe in den Uterus gelangt. Sie besteht in einer fortschreitenden mitotischen Zellteilung (S. 122), bei welcher der Furchungskern (S. 702) die erste Mitose eingeht, und jede kugelige Zelle in zwei Halbkugeln zerfällt. Die Furchung schreitet schnell vorwärts, und liefert im Falle der totalen Furchung zuletzt eine große Menge kleiner, kugeliger, stark lichtbrechender Zellen, welche zusammen ein maulbeerförmiges Aussehen haben. Bei den Amphibien ist die Furchung zwar total, schreitet aber am animalen Pol in engeren Linien vor, so daß hier kleinere Zellen entstehen.

Die Lage der ersten Furchungslinie ist bei den meisten Eiern morphologisch präjudiziert, teils durch die nicht zentrale Lage des Furchungskerns, teils durch die Austrittsstelle der Richtungskörper (S. 701), teils durch die Lage des Hauptdotters. Beim Froschei ist z. B. der nach oben gerichtete dunkle animale Pol (S. 689) maßgebend. Die beiden ersten

Furchungslinien stellen hier zwei zu einander senkrechte, durch den animalen und den gegenüberliegenden vegetativen Pol gehende Meridiane, die dritte den Aequator dar. Ob und inwieweit abnorme Lagen des Eies einen modifizierenden Einfluß auf die Orientierung der ersten Furchungslinie ausüben, ist noch streitig (PFLÜGER, BORN u. A.). Die erste Furchungslinie bestimmt zugleich die Lage der späteren Embryonalaxe (PFLÜGER, ROUX), und zwar fällt das Kopfende in die größere der beiden ersten Furchungshalbkugeln (ROUX).

Jede der ersten Furchungszellen ist einem vollständigen Ei äquivalent. Durch Schütteln künstlich befruchteter Eier kann man die ersten Teilzellen von einander trennen, wobei sich jede zu einem Embryo entwickeln, und getrennte oder verwachsene Zwillinge entstehen können (HERTWIG u. A.).

Die Dauer des Furchungsstadiums der Säugetiere ist nur für einige ungefähr angebbar: Meerschweinchen $3^1/_2$, Kaninchen 4, Katze 7, Hund 11, Mensch, Wiederkäuer und Dickhäuter 10—12, Fuchs 14, Reh über 60 Tage (REICHERT).

3. Die Anlage der Keimblätter und des Embryos.

Die Verwendung der durch die Furchung entstandenen Zellen zum Aufbau des Embryos beginnt bei holoblastischen Eiern mit einer Anlagerung des größten Teils der Zellen an die Zona zur Bildung einer geschlossenen Membran, der Keimblase. Die durch jene Anlagerung sowie durch die Vergrößerung des Eies gebildete Höhle enthält den Nahrungsdotter.

Die Keimblase besteht ursprünglich nur aus einer einzigen Zellschicht: dem äußeren Keimblatt oder Ektoderm. An der Stelle, an welcher der Embryo sich bildet, dem Fruchthof, geht dasselbe jedoch in ein mehrschichtiges Zelllager über. Die äußerste, der Zona anliegende Zellschicht des Ektoderms wird neuerdings als „Trophoblast" (HUBRECHT) von der sich am Aufbau des Embryos beteiligenden Ektodermschicht unterschieden. Das Zelllager des Fruchthofs sondert durch eine Spaltung, welche aber in der künftigen Medianlinie des Embryos unterbleibt, ein inneres Blatt ab, welches an der Innenseite des Ektoderms ebenfalls das ganze Ei umwächst, das innere Keimblatt oder Entoderm. Zwischen diesen beiden Keimblättern tritt endlich, vom Fruchthof ausgehend, ein mittleres Keimblatt oder Mesoderm auf, welches selbst wiederum frühzeitig in

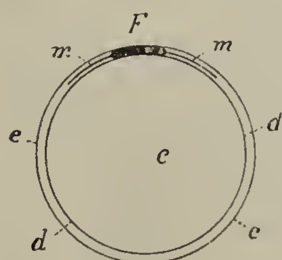


Fig. 226.

Die Zona ist weggelassen. *F* Fruchthof. *ee* Ektoderm. *mm* Mesoderm. *dd* Entoderm. c Hohlraum der Keimblase (Dotterraum).

zwei Blätter gespalten ist (hierüber s. unten S. 713). Auch das Mesoderm wächst mehr oder weniger schnell um das Ei herum, beim Hühnerei nicht vollständig. Fig. 226 stellt die Anlage der drei Keimblätter schematisch dar.

Das Ektoderm ist die Anlage des Hautepithels, des Nervensystems und des nervösen Teiles der Sinnesorgane, das Entoderm diejenige des Darmepithels und seiner Fortsetzungen, d. h. der Darmdrüsenzellen, das Mesoderm endlich, mit Zuhilfenahme des unten zu besprechenden Mesenchymkeimes, die Anlage aller übrigen Organe, besonders des Bindegewebes und der Knochen, der Muskeln, des Gefäßsystems und der Geschlechtsorgane. Demgemäß sind die Keimblätter als sensorielles Blatt, Darmdrüsenblatt, und motorisch-germinatives Blatt bezeichnet worden (Remak). Indes ist, da über manche Punkte der eben angegebenen Abstammung noch Streit besteht, die unverfängliche Bezeichnung Ekto-, Ento- und Mesoderm (Kölliker) vorzuziehen.

Bei meroblastischen Eiern (Hühnerei) entwickeln sich die Keimblätter ähnlich, jedoch zunächst nur in der Keimscheibe (S. 690); der Rest des Dotters ist nur von der Dotterhaut umfaßt. Weiterhin wachsen die Keimblätter auch hier auf der Innenfläche der Dotterhaut ganz herum, so daß schließlich ein im Prinzip der Fig. 226 entsprechendes Verhalten vorhanden ist.

Aus den neueren Untersuchungen über die Anlage der Keimblätter mag folgendes erwähnt werden: Die weitere Entwicklung der Lehre von der natürlichen Züchtung (S. 687) hat zur Aufstellung des biogenetischen Grundgesetzes geführt, daß die embryonale Entwicklung des Tieres (Ontogenie) denselben Gang wiederholt, den die selektive Entwicklung der Tierform (Phylogenie) genommen hat (Haeckel). Nach dieser Anschauung ist eins der ersten Embryonalstadien die sog. Gastrula, d. h. eine in sich selbst eingestülpte Blase, die also aus zwei am Rande verschmolzenen Keimblättern, einem äußeren und dem ihm anliegenden eingestülpten inneren besteht.

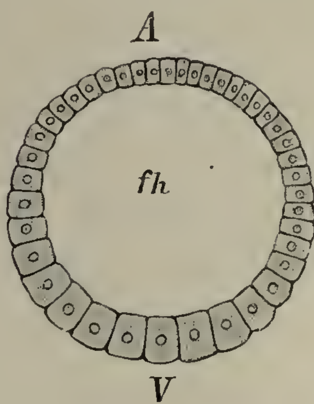


Fig. 227.

Keimblase vom Amphioxus.

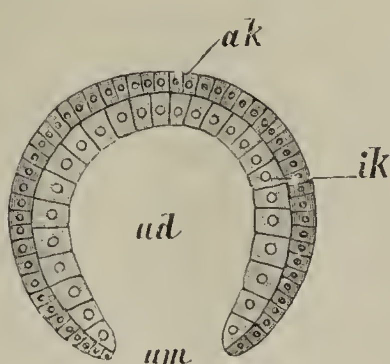


Fig. 228.

Gastrula von Amphioxus.

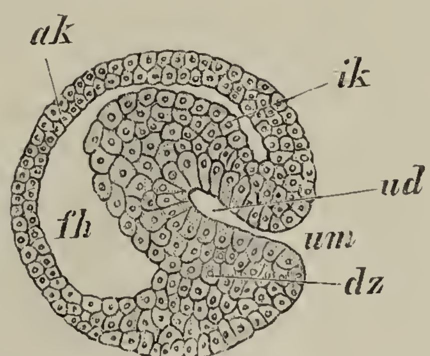


Fig. 229.

Gastrula von Triton.

A, *V* Animaler, vegetativer Pol. *fh* Furchungshöhle, im Gastrulastadium obliteriert. *ak* Aeußeres, *ik* inneres Keimblatt. *dz* Dotterzellen. *ud* Urdarm. *um* Urmund.

Der umschlossene Hohlraum ist die primitive Darmhöhle (Urdarm), der vom Umbiegungsrande gebildete Eingang die primitive Mundöffnung (der Urmund), also eine Form, welche viele niedere Tiere bleibend haben. Das Gastrula-Stadium der Wirbeltiere ist besonders deutlich beim Amphioxus und bei Amphibien zu erkennen; Fig. 227 stellt die ursprüngliche Keimblase, Fig. 228 die Gastrula von Amphioxus, Fig. 229 diejenige der Amphibien (Triton) dar. Bei höheren Wirbeltieren ist das Gastrula-Stadium schwerer zu erkennen und streitig, namentlich weil hier der Urmund auf der animalen Seite liegt und sehr frühzeitig obliteriert. Bei den Säugetieren bildet ferner das am Urmund eingestülpte Entoderm nicht von Anfang an einen geschlossenen Blindsack, sondern hat einen freien Rand, mit welchem es an der Innenfläche des Ektoderms bis zur völligen Auskleidung desselben hinwächst.

Ueber die Entstehung des Mesoderms ist noch folgendes zu bemerken. Bei Amphioxus bildet das Entoderm eine mediane und zwei zwischen Ento- und Ektoderm

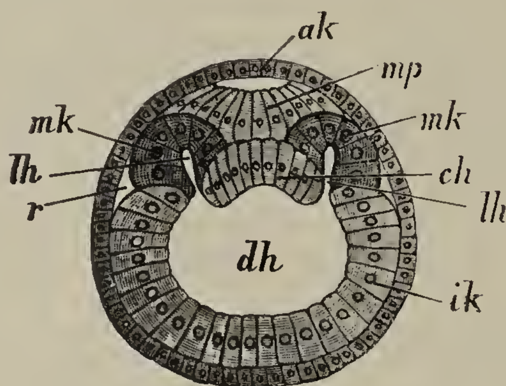


Fig. 230.

Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo.

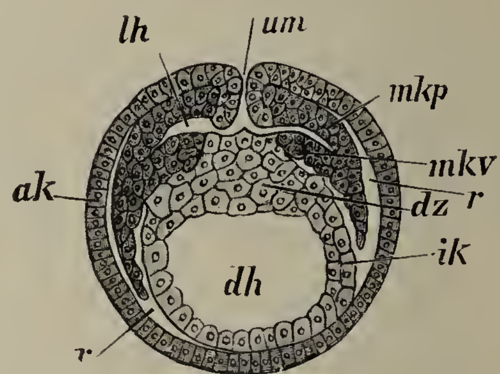


Fig. 231.

Querschnitt durch einen Triton-Embryo.

ak, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *mk* mittleres Keimblatt. *mkp* parietales, *mkv* viszerales Blatt desselben, *lh* Anlage der Leibeshöhle (bei höheren Tieren anfangs ohne Lumen). *ch* Chorda-Anlage. *dh* Darmhöhle. *dz* Dotterzellen. *mp* Medullarplatte. *um* Urmund. *r* Räume, in welche der Mesenchymkeim hineinwächst, die Leibes- und Darmwand bildend.

hineinwachsende laterale Ausstülpungen (vgl. Fig. 230). Die mediane Ausstülpung bildet die Chorda dorsalis (s. unten). Die lateralen Ausstülpungen, das Mesoderm, stellen die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle dar. Aehnlich ist das Verhalten bei Amphibien (Fig. 231). Bei den höheren Wirbeltieren wachsen anstatt hohler Säcke zwei solide Zellenmassen hervor, in denen sekundär die Leibeshöhle sich bildet.

Während die älteren Forscher alle Embryonalzellen, welche zwischen Ekto- und Entoderm sich finden, als mittleres Keimblatt zusammenfaßten und für sie alle eine einheitliche Entstehung annahmen, wird in neuerer Zeit ein doppelter Ursprung für dieselben behauptet. Die Quelle sämtlicher Zellen der Bindesubstanzen, des Blutes und der Gefäßendothelien ist das Mesenchym, d. h. Zellen, welche aus dem epithelialen Verbande der echten Keimblätter ausscheiden, als Wanderzellen in die von einem strukturlosen Sekret ausgefüllten Spalträume zwischen den Keimblättern eindringen und sich daselbst ausbreiten. Das Mesoderm selbst liefert dagegen das Epithel der Leibeshöhle (S. 713), sowie die von ihm abstammenden Geschlechtszellen (S. 728), ferner die Zellen, aus welchen die Muskelfasern hervorgehen.

Die ventrale Fläche der Keimanlage verhält sich beim Hühnchen negativ elektrisch gegen die dorsale, wahrscheinlich wegen der sekretorischen Eigenschaften des Entoderms (Hermann mit v. Gendre und Bloch; vgl. S. 560 f.).

4. Die Anlage der wichtigsten Organe bei höheren Tieren.

a. Die Trennung des Embryos vom Reste der Keimblase. Darm- und Leibeswand.

Während bei Amphioxus und den Amphibien das ganze Ei sich in den Embryo verwandelt, wozu es sich nur in die Länge zu ziehen und bei den Amphibien den in der Darmwand angehäuften Dotter (*dz*, Fig. 231) allmählich zu verzehren hat, stellt der bleibende Embryo der übrigen Wirbeltiere nur einen Teil des Eies dar, indem der Fruchthof sich vom Reste der Keimblase in Gestalt eines länglichen Rohres abschnürt (vgl. unten Fig. 236—239). Der hierdurch abgeschnürte intrafötale Teil der Urdarmhöhle wird bleibendes Darmlumen, der extrafötale enthält den Nahrungsdotter, und heißt Dottersack oder Nabelblase, die sich später röhrenförmig ausziehende Verbindung beider Dottergang oder Nabelgang (Ductus omphalo-entericus).

Die schon S. 711 erwähnte Spaltung des Mesoderms bleibt im medialen Teil desselben, den Urwirbelplatten, aus, tritt also nur in dem als Seitenplatten bezeichneten Reste auf. Der Spaltraum selbst heißt

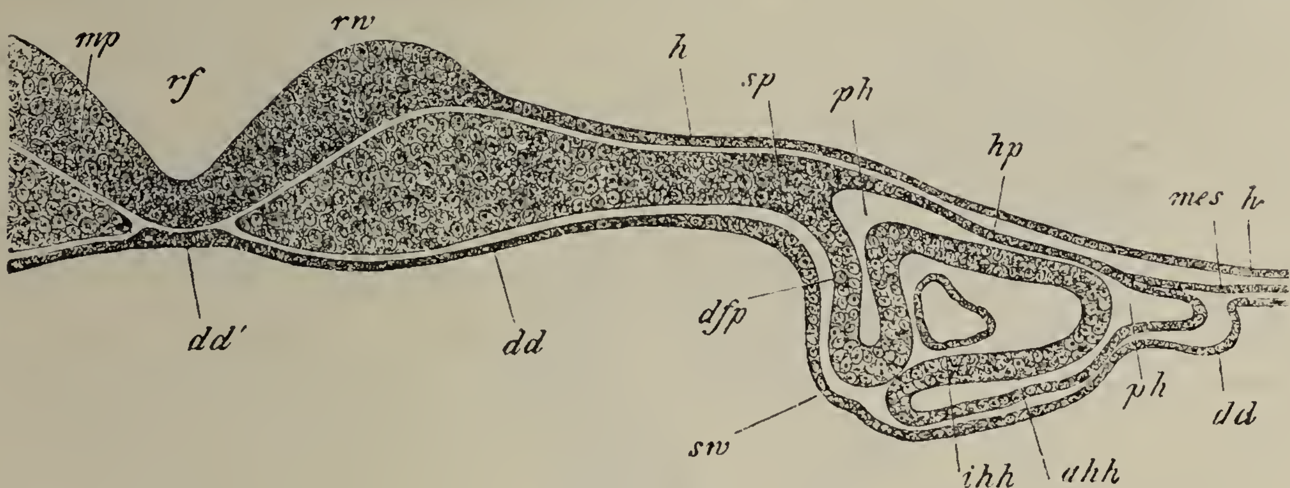


Fig. 232.

Querschnitt durch den vorderen Teil eines Kaninchen-Embryos vom 9. Tage, nach Kölliker. *mp* Medullarplatte. *rf* Rückenfurche. *rw* Rückenwulst. *h* Hornblatt. *sp* (Seitenplatte) und *mes* ungespaltene Teile des Mesoderms, *ph* Spalthöhle desselben, oder Parietalhöhle. *hp* Hautfaserplatte. *dfp* Darmfaserplatte, *ahh* derjenige Teil derselben, welcher die äußere Herzhaut (Herzwand) bildet, *ihh* innere Herzhaut. *dd* Entoderm. *sw* Seitenwand des noch nicht abgeschnürten Vorderdarms, oder Pharynx.

das Zoelom; das äußere Mesodermblatt, welches außen vom Ektoderm überzogen ist, heißt Hautfaserplatte oder Rumpfplatte (*hp*, Fig. 232. 233), das innere Mesodermblatt, welches innen vom Entoderm überzogen ist, heißt Darmfaserplatte (*dfp*, Fig. 232, *df*, Fig. 233). Die Spaltung setzt sich über die Abschnürungsfalte hinaus fort, geht also schließlich um das ganze Ei herum. Die Embryonalwand selbst ist also durch die Spaltung in eine Darmwand und eine Leibeswand gespalten, und der intraembryonale Teil des Zoeloms ist die Anlage der Pleuroperitonealhöhle (Leibeshöhle, Parietalhöhle, *ph* Fig. 232, *p* Fig. 233). Der extra-

embryonale Teil des Zoeloms trennt die Wand des Dottersacks von dem der Eiwand anliegenden und sie später ersetzenden mesodermalen Blatt, aus welchem das Amnion und die seröse Hülle hervorgehen (s. unten S. 718). Natürlich ist auch das Nabelrohr konzentrisch doppelt; das Innenrohr (Darmnabel) verbindet den Darm mit der Nabelblase, das Außenrohr (Hautnabel) die Rumpfwand mit dem eben genannten Blatt. Am Kopfende des Embryos unterbleibt die Spaltung des Mesoderms; hier bildet also nach der Abschnürung Darm- und Rumpfwand ein Ganzes; dies vordere Darmende wird zum Pharynx und oberen Schlundteil (*ph*, Fig. 234).

b. Das Medullarrohr.

Der mittlere, dem Fruchthofe entsprechende Teil des Ektoderms, zu beiden Seiten der Medianlinie der Embryonalanlage, verdickt sich und bildet die Medullarplatte, welche eine anfangs seichte Einfurchung, die Medullar- oder Rückenfurche (*rf* Fig. 232) besitzt. Diese Rinne wird immer tiefer, indem beide symmetrische Hälften der Medullarplatte, die Rückenwülste (*rw*), sich gegen einander zusammenbiegen, den dünneren

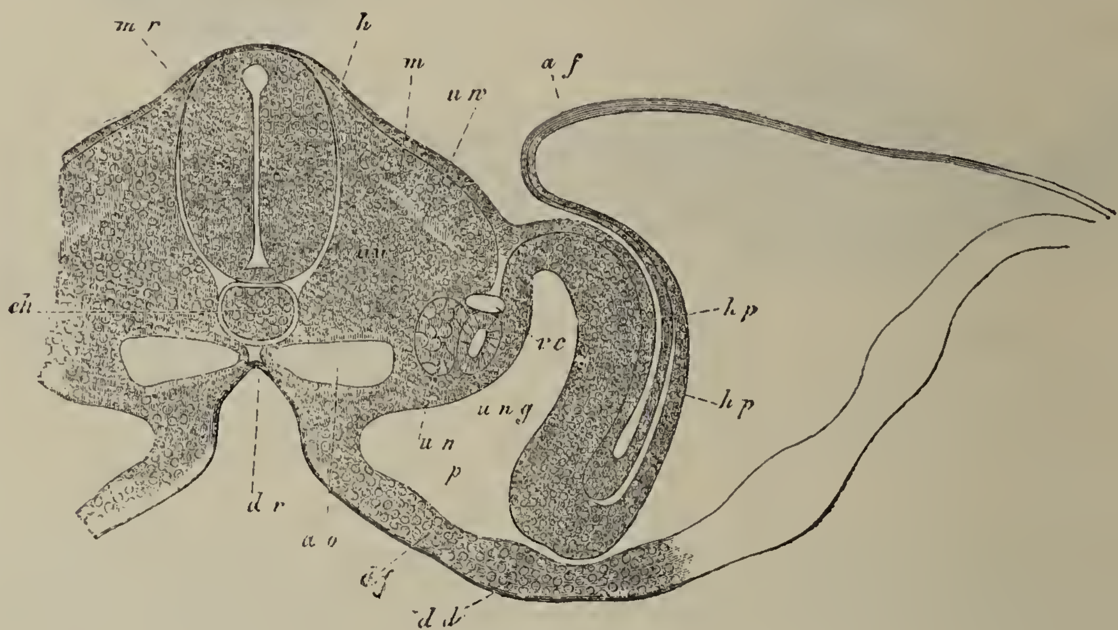


Fig. 233.

Querschnitt eines Hühner-Embryos vom 3. Brütungstage, nach Kölliker. *mr* Medullarrohr. *h* Hornblatt. *uw* Urwirbelplatte. *un* Urniere. *ung* Urnierengang. *ch* Chorda. *hp* Hautfaserplatte. *df* Darmfaserplatte; der Uebergang zwischen beiden in der Gegend der Aorta *ao* und der Urniere ist die Mittelplatte. *p* Peritonealhöhle. *af* Amnionfalte. *dr* Darmrinne. *dd* Entoderm. *vc* Vena cardinalis.

Teil des Ektoderms, das sog. Hornblatt (*h* Fig. 233, 234) mit sich nehmend. Endlich vereinigen sich die Ränder der Rinne, so daß die Medullarplatte, vom Hornblatt sich abschnürend, zu einem Medullarrohr (*mr* Fig. 233, *m* Fig. 234) wird. Dasselbe ist die Anlage von Rückenmark und Gehirn, sein Lumen der Zentralkanal mit den Hirnventrikeln. Das vordere Ende (Gehirn) schwillt bald blasenförmig an (Fig. 234). Das hintere Ende bleibt eine Zeit lang durch den Canalis

neurentericus, welcher wahrscheinlich dem Urmund (S. 712) entspricht, mit dem Darmlumen in Verbindung.

c. Das Wirbelsystem.

Unter der Medullarfurche liegt der schon S. 712 erwähnte mediane epitheliale Faden, die Wirbelsaite oder Chorda dorsalis (*ch* Fig. 233), und zu beiden Seiten derselben die mesodermalen Urwirbelplatten (S. 713), auch als Ursegmentplatten bezeichnet (*uw* Fig. 233). Dieselben zerfallen in eine Anzahl von Ursegmenten (fälschlich Urwirbel genannt), die ersten Segmentalorgane des Wirbeltierkörpers. Auch die Rumpfmuskulatur, welche aus dem an Chorda und Medullarrohr angrenzenden Bezirk der Ursegmente hervorgeht, bewahrt diese segmentale Anordnung. In dem Rest der Ursegmente tritt eine Zellauflockerung auf, die Zellen verlieren ihren epithelialen Charakter, werden zu Mesenchymzellen (S. 712). Sie bilden eine Hülle um die Chorda herum, wachsen zu beiden Seiten des Medullarrohres, zwischen diesem und dem Hornblatt, als Membrana reuniens posterior (Remak) empor und vollenden die Abschnürung des Medullarrohres (Fig. 233 und 234). In der so gebildeten häutigen Wirbelsäule differenzieren sich knorpelige Wirbelkörper und Wirbelbögen, zwischen welchen die häutige Wirbelsäule als Zwischenwirbelbänder persistiert. Die knorpeligen Wirbel und ebenso die später aus diesen hervorgehenden knöchernen Wirbel entsprechen in ihrer Lagerung nicht den Ursegmenten, sondern alternieren mit denselben. Die Rippen entstehen als selbständige Verknorpelungen unabhängig von der Wirbelsäule in den Gewebsstreifen zwischen den segmentalen Rumpfmuskeln.

d. Das Mesenterium, der Wolff'sche Kanal und das Darmrohr.

Der laterale Teil der Ursegmentplatten, welcher auch als Mittelplatten bezeichnet wird, liefert als Verbindung zwischen der sich lateral anschließenden Rumpf- und Darmwand das Mesenterium, außerdem aber die foetalen Harn- und Geschlechtsorgane. Von letzteren entsteht zuerst der Wolff'sche Kanal oder Urnierengang (*ung*), eine strangförmige Verdickung der Mittelplatten, welche später hohl wird, nach Anderen eine Ausstülpung der Pleuroperitonealhöhle; über die weitere Entwicklung s. unten.

Durch die Nabelabschnürung (S. 713) schließt sich allmählich die doppelte Platte zu einem konzentrisch doppelten Rohr, innen Darmrohr, außen Leibesrohr; die Innenseite des Darmrohrs ist vom Entoderm ausgekleidet, welches die Anlage des Darmepithels bildet. Die Nabel-

abschnürung schreitet am Kopfe schneller vor, als an den Seiten und am Schwanz, so daß das Embryonalrohr eine Zeit lang pantoffel- oder schuhförmig aussieht (vgl. Fig. 235); der vordere, zuerst abgeschnürte Darmteil heißt auch Fovea cardiaca, wegen der Nähe des Herzens (s. unten). Am vorderen Darmteil setzt sich das Mesenterium auch auf die ventrale Seite fort (ventrales Mesenterium, unteres Herzgekröse, *uhg* Fig. 234). Kopf- und Schwanzende des Embryos sind stark gegen die Bauchseite gekrümmt.

Am Kopfende des Darmes entsteht die Mundöffnung, indem das Ektoderm eine Einbuchtung bildet, welche gegen das Entoderm durchbricht. Der hintere Darmteil, welcher Kloake heißt, weil er zugleich die Mündung der fötalen Harnorgane enthält, bleibt dagegen noch lange geschlossen (vgl. unten S. 730).

e. Das Gefäßsystem.

Schon frühzeitig findet man im Hühnerei um den birn- oder biskuitförmigen Fruchthof herum einen größeren, rund begrenzten Bezirk der Keimblase mit einem Gefäßnetz erfüllt, den Gefäßhof (Area vasculosa); derselbe erstreckt sich soweit wie das Mesoderm (S. 711) und entspricht dem peripherischen Teil der Darmfaserplatte. Der gefäßlose Rest der Keimblase heißt Dotterhof (Area vitellina).

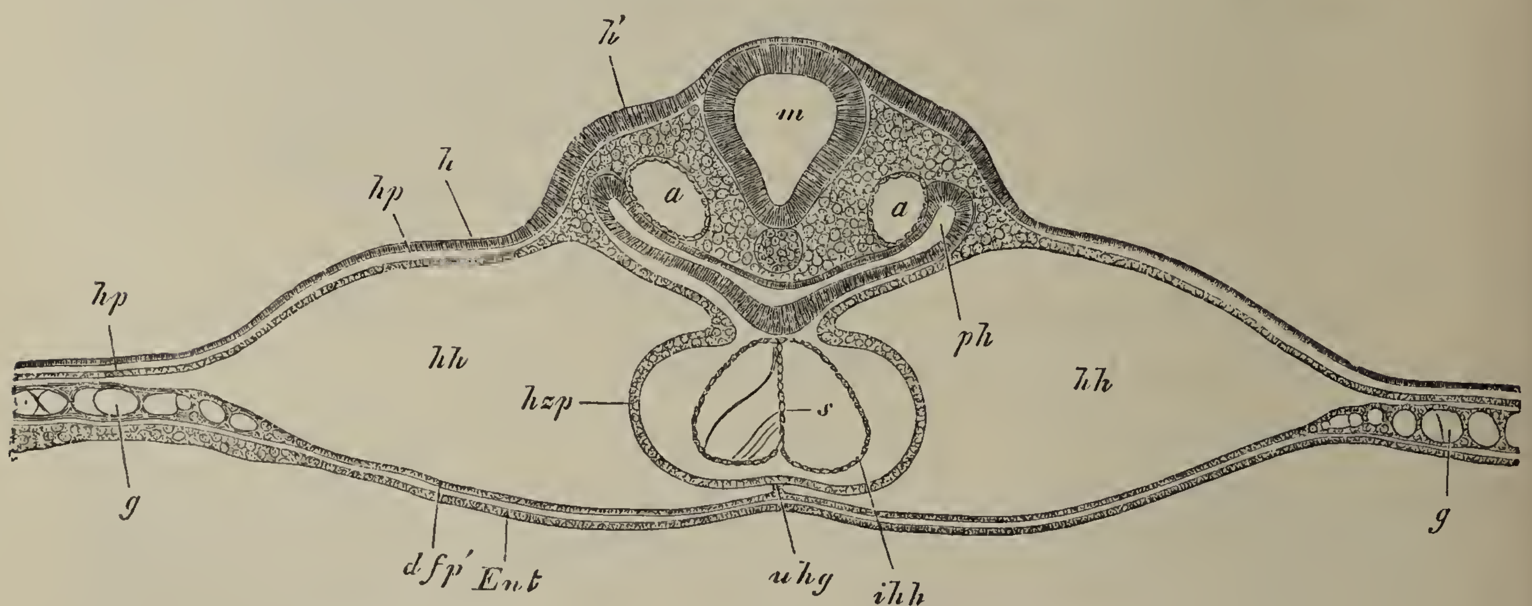


Fig. 234.

Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühner-Embryos von ca. 40 Stunden, nach Kölliker. Die beiden Herzanlagen sind hier durch Zusammenrücken, und Abschnürung des Pharynx, schon vereinigt und an die Bauchseite gerückt. *m* Medullarrohr. *h* Hornblatt. *ph* Pharynx. *a* Aorten. *hp* Hautplatte. *hzp* Herzplatte. *ihh* innere Herzhaut mit noch vorhandenem Septum *s*. *dfp* Darmfaserplatte. *uhg* sog. unteres Herzgekröse. *hh* vorderer Teil der Parietalhöhle. *g* Gefäße der Area vasculosa. *Ent* Entoderm (von dem ein Teil mit dem Pharynx abgeschnürt ist).

Die Bildung der Gefäße samt ihrem Blutinhalt beginnt außerhalb des Embryo, in der Area vasculosa; die Endothelzellen der Gefäße und die Blutkörper stammen vom Mesenchymkeim her (S. 712). Die Gefäße

des Embryos selbst entstehen erst sekundär durch Hineinsprossen von Fortsätzen aus dem Gefäßhof (His, Kölliker); jedoch nehmen Andere (Rückert, Ziegler u. A.) eine selbständige Gefäßbildung im Embryonalkörper an.

Das Herz entsteht (Kölliker) aus zwei symmetrischen Anlagen in der Gegend der Fovea cardiaca, indem hier jederseits die Darmfaserplatte (*dfp*, Fig. 232) eine longitudinale Falte (*ahh*) um ein vom Gefäßhof hineingewachsenes Endothelrohr (*ihh*) herum bildet; die Konvexität dieser Falte liegt in der Parietalhöhle (*ph*). Es entsteht so im Embryo jederseits ein longitudinales Gefäßrohr in der Gegend des Mesenteriums; dasselbe heißt längs der Wirbelsäule Aorta (*ao*, Fig. 233), der vordere Teil aber, welcher durch die Abschnürung der Fovea cardiaca an die Unterseite des Schlundes gelangt, bildet eine Hälfte des Herzens, und beide Hälften vereinigen sich, indem beide Parietalhöhlen hier (in ihrem ventralwärts umgebogenen Teile) gegen einander vorrücken (vgl. Fig. 234), zu einem einzigen Schlauche; auch die beiden Aorten vereinigen sich zu einer einzigen Aorta descendens; über die Aortenbögen s. unten S. 721 und 726.

Ueber die Kommunikation zwischen Herz und Area vasculosa ist folgendes zu bemerken. Seitlich entspringt von den Aorten eine Reihe von vertikal abtretenden Arterien, welche auf der Darmfaserplatte nach den Seiten verlaufen, die Abschnürungsfalte überschreiten und auf die Area vasculosa übergehen, mit deren arteriellem Netz kommunizierend; diese Arterien heißen Arteriae omphalo-mesentericae (*ao*, Fig. 235). Aus dem hinteren Herzende *C* entspringen mit einem kurzen gemeinsamen Stamm zwei Venenstämme, welche die nahe Abschnürungsfalte überschreitend sich ebenfalls auf der Area vasculosa verzweigen, die Venae omphalo-mesentericae (*vo*). Beider Verzweigungen kommunizieren durch ein kreisformig die Area vasculosa begrenzendes Gefäß, den Sinus terminalis (*st*). Die Gefäßausbreitung der Area dient höchst wahrscheinlich zur ersten Atmung, sowie zur Ernährung des Embryos mittels der in der Keimblase befindlichen Stoffe; sie schwindet um so früher, je weniger bedeutend der Inhalt der Keimblase für die Ernährung ist (S. 708), und wird später durch die ähnlichen Zwecken dienende Allantois ersetzt. Das Herz beginnt sofort bei seinem Entstehen

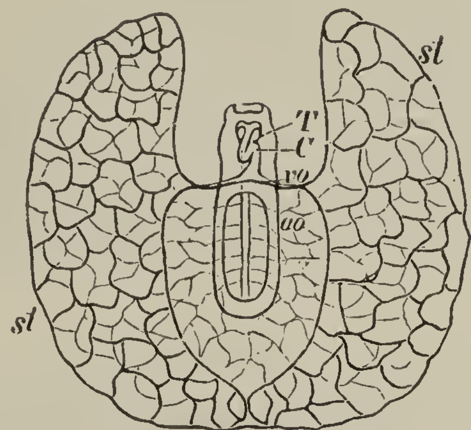


Fig. 235.
Gefäße der Area vasculosa.

zu pulsieren, so daß in den neu entstandenen Gefäßen die Blutkörper eine freilich unregelmäßige Wanderung antreten.

f. Das Amnion, das Chorion, die Allantois und die Plazenta.

Die hier folgende Darstellung gilt in erster Linie für den Hühnerembryo, aber auch für die Mehrzahl der Säugetiere. Ueber abweichende Verhältnisse beim Menschen s. unten S. 720.

Indem der Embryo sich vergrößert, sinkt er in die Keimblase gleichsam ein, wobei der außerembryonale Teil der Rumpfplatte von allen Seiten dorsalwärts über den Embryo sich in Form einer Falte umbiegt, und schießlich über demselben, vom Reste der Keimblasenwand sich abschnürend, zusammenwächst (vgl. Fig. 233, 236, 237). Der Embryo liegt nunmehr in einer häutigen, von einem entsprechenden Teile des Ektoderms ausgekleideten Scheide, der Schafhaut oder dem Amnion, welche am Nabel in die Haut des Embryos übergeht; dieser Teil, der sog. Stiel des Amnions, zieht sich später zu einem langen Rohre, der Scheide des Nabelstranges, aus (*as*, Fig. 225 und 239).

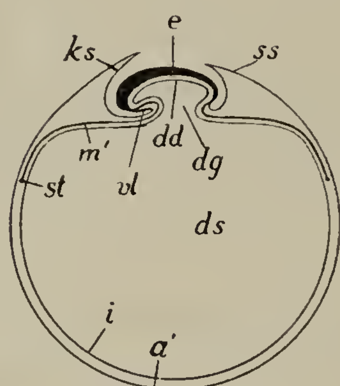


Fig. 236.

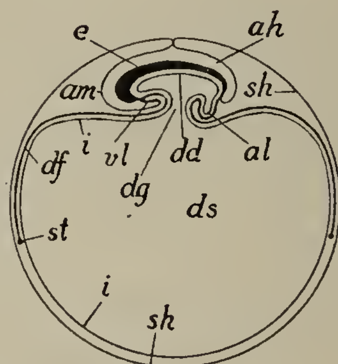


Fig. 237.

Längsschnitte durch das Ei nach Kölliker (Zona und Ektoderm weggelassen). *e* Embryo, in Abschnürung begriffen. *dd*, *i* Darmdrüsenblatt oder Entoderm. *ds* Dottersack. *dg* Dottergang. *vl* Vordere Leibeswand (Hautplatte), in die Kopfscheide *ks* des Amnions *am* umbiegend. *ss* Schwanzscheide des Amnions. *ah* Höhle desselben. *m'* Darmfaserplatte des Mesoderms, peripherischer Teil (area vasculosa), bis zum Sinus terminalis *st* reichend. *sh* peripherischer Teil der Hautplatte, vom Amnion sich abschnürend, die sog. seröse Hülle (später Chorion). *al* Allantois, beginnend.

Das Amnion ist mit einer serösen Flüssigkeit erfüllt, von welcher der Embryo demnach allseitig umgeben ist; sie enthält außer den gewöhnlichen Transsudatbestandteilen stickstoffhaltige Stoffwechselprodukte, welche von Haut und Nieren herstammen.

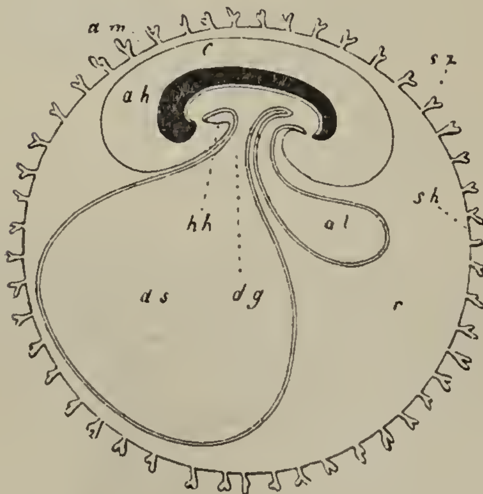


Fig. 238.

sz Chorionzotten. *hh* Herzhöhle. *r* extrafötales Zölom, der Deutlichkeit halber zu groß dargestellt; *sh* seröse Hülle. Uebrige Buchstaben wie Fig. 237.

Nach Abschnürung vom Amnion bildet der Rest des peripherischen Teils der Rumpfplatte mit dem ihn bekleidenden ektodermalen Epithel (in Fig. 236 u. ff. nicht berücksichtigt) die sog. seröse Hülle (*sh*, Fig. 237, 238). Dieselbe tritt an die Stelle der zu dieser Zeit verschwun-

denen ursprünglichen Eihaut, der Zona. Bald wächst sie an ihrer ganzen Oberfläche zu hohlen Zöttchen aus (*sz*, Fig. 238), und heißt von da ab Chorion.

Am hinteren Ende des Embryos bildet sich eine Ausstülpung der Kloake (S. 716), welche mit derselben in Kommunikation bleibt. Der mit Flüssigkeit erfüllte Sack, der Harnsack oder die Allantois, wächst mit seiner Konvexität alsbald durch den Hautnabel hindurch heraus, und zwar bei Vögeln und den meisten Säugern (vgl. Fig. 237, 238) in den außerembryonalen Teil der Leibeshöhle, d. h. in den Raum zwischen Amnion und Nabelblase, bis er endlich das Chorion erreicht. Der im Leibe des Embryos gelegene Teil der Allantois heißt Urachus (Harngang, Allantoisstiel). Aus dem mittleren Teil des Urachus entwickelt sich die Harnblase, der von dieser zum Nabel ziehende Rest obliteriert später zum Ligamentum vesicae medium. Der äußere Teil der Allantois gewinnt seine Bedeutung durch seine Gefäße, 2 Arterien und 1 Vene. Die ersteren, welche von den Aortenenden entspringen, heißen Arteriae umbilicales; sie führen zu einem stark entwickelten Kapillarsystem, dessen Schlingen in sämtliche Chorionzotten (s. oben) hineinwuchern (vgl. Fig. 239). Jedoch erhält sich nur ein Teil dieser Vaskularisation, nämlich an der Stelle, an welcher das Ei der Uteruswand anliegt; dieser Teil, dessen Zotten stark wuchern, heißt Chorion frondosum, der Rest, dessen Zotten schwinden, Chorion laeve. Die Venen der Allantois vereinigen sich zu der unpaarigen Vena umbilicalis, welche, wieder in den Embryo eintretend, sich mit der V. omphalo-mesenterica verbindet und mit den Lebergefäßen kommuniziert; einen Ast sendet sie direkt zur Vena cava inferior (Ductus venosus Arantii). Die stark entwickelten, die Gefäße der Allantois tragenden Chorionzotten wachsen innig in die Uterinschleimhaut hinein, in welcher sie frei in die weiten Blutgefäßräume (wahrscheinlich sehr erweiterte Kapillaren) hineinhängen. Diese ganze teils uterine, teils fötale Bildung heißt zusammen Plazenta (vgl. S. 704); sie vermittelt den osmotischen Stoffverkehr zwischen fötalem und mütter-

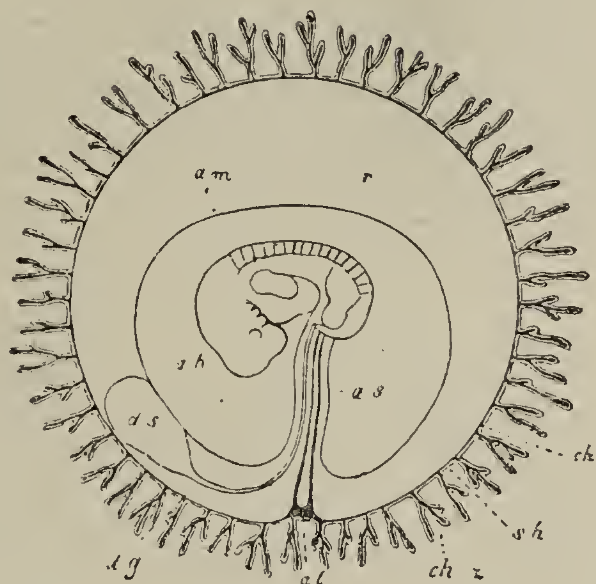


Fig. 239.

Längsansicht des Embryos im Ei. *ch*, *z* Chorion mit seinen Zotten, in welche die Gefäße der im übrigen stark reduzierten Allantois *al* hineingewachsen sind. *as* röhrenförmiger Stiel des Amnions. Das Uebrige wie in Fig. 238.

lichem Blute behufs der Atmung und Ernährung. Beide Blutarten strömen in entgegengesetzter Richtung an einander vorbei, was die Diffusion fördern muß (Tafani). Das Blut der Nabelvene ist heller als das der Nabelarterien, ganz wie später sich Lungenarterien- und Lungenvenenblut verhalten. Der Uebergang von Stoffen aus dem mütterlichen in das fötale Blut, und aus letzterem in das erstere, ist durch zahlreiche Versuche nachgewiesen; der Harn des Embryo wird jedoch direkt in das Amnionwasser entleert.

Der Dottersack mit der Area vasculosa verliert jetzt seine Bedeutung und schrumpft samt ihren Gefäßen und dem Dottergang zu einem dünnen Gebilde zusammen, dessen Endbläschen sich am Amnion nahe der Plazenta findet (*ds*, Fig. 225 und 239).

Beim Menschen, bei einzelnen Affen und einigen anderen Säugern (z. B. Igel) erfolgt die Bildung des Amnion, der Allantois etc. wesentlich anders. Die Amnionhöhle entsteht sehr frühzeitig als eine selbständige Spaltbildung im Trophoblasten (S. 710), welche sich um den Embryo herum vergrößert und mit Flüssigkeit füllt. Der Dottersack macht das Wachstum des Eies nur in geringem Grade mit und bleibt bald sehr zurück. Die Allantois endlich bildet in keinem Stadium eine frei aus dem Embryonalkörper heraushängende Blase, sondern bleibt stets in ihrem extraembryonalen Teil unscheinbar, ohne wesentlichen flüssigen Inhalt, und ist in die solide Verbindung des Embryos mit dem Chorion, den sog. Bauchstiel, eingeschlossen.

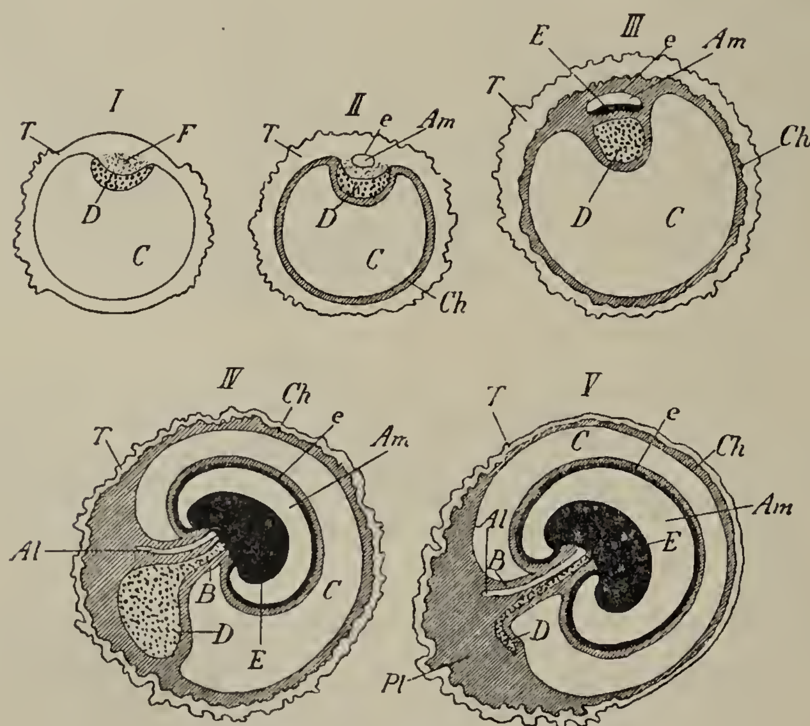


Fig. 240.

T Trophoblast. *Ch* mesodermale Schicht des Chorions. *D* Dotter, Dottersack, Dotterbläschen. *F* Fruchthof. *E* Embryo. *C* extraembryonales Zoelom. *Am* Amnionhöhle. *e* ektodermale Schicht der Amnionwand. *Al* Allantois. *B* Bauchstiel. *Pl* Plazentaranlage.

Fig. 240 (nach (Stratz) erläutert schematisch diese Verhältnisse. Innerhalb des Embryos sind die Keimblätter und sonstigen Differenzierungen nicht beeinträchtigt. In dem jüngsten Ei (*I*) sind die Zotten des Trophoblastes nur in einer gürtelförmigen Zone entwickelt. Außerhalb des Embryos ist das Ektoderm mit Ausnahme des weiß gelassenen Trophoblasten, schwarz, das Mesoderm schraffiert. In *I* zeigt der Fruchthof *F* noch keine Keimblättertrennung. Die Amnionhöhle ist

zuerst in *II* sichtbar, die Allantois in *IV*. In *IV* und *V* ist der Bauchstiel (späterer Nabelstrang) erkennbar, in welchem Dottersack und Allantois in das mesodermale Schleimgewebe (spätere WHARTON'sche Sulze) eingeschlossen sind.

Der Nabelstrang besteht ursprünglich aus dem von dem Amnionstiel (s. oben) umhüllten Dottergang und dem strangförmigen Teil der Allantois, von dem aber bald nur die Umbilikalgefäße übrig sind; diese sind in ein schleimiges Bindegewebe (WHARTON'sche Sulze) eingebettet, welches vom Bauchstiel (s. oben) abstammt. Der Strang samt Amnionhülle zieht sich sehr lang aus.

Gewisse niedere Säugetiere (Marsupialien, Monotremen) haben keine Plazenta, sondern das Ei liegt frei im Uterus. Ferner gibt es zahlreiche Säugetiere, deren Chorionzotten in sich entwickelnden Gruben der Uterinschleimhaut stecken und bei der Geburt ohne Blutung sich herausziehen; diese Verbindungen sind entweder diffus über einen großen Teil oder das ganze Ei verteilt (Dickhäuter, Einhufer u. A.), oder in Gruppen (Kotyledonen) angeordnet, welche bestimmten persistierenden Plazentarstellen (Karunkeln) des Uterus entsprechen (Wiederkäuer). Bei vielen Säugetieren und beim Menschen ist endlich die Verbindung der Placenta foetalis und uterina so untrennbar, daß letztere bei der Geburt sich unter Blutung vom Uterus mit ablöst (Mammalia deciduata). Jedoch ist die Plazenta nicht immer wie beim Menschen scheibenförmig, sondern geht bei manchen Säugern gürtelförmig um die Mitte des Eies herum, und hat dann auch in dem röhrenförmigen Uterus eine gürtelförmige Anheftung (z. B. beim Hunde).

g. Die Kiemenbögen, Extremitäten etc.

Unterhalb des nach vorn umgebogenen Vorderhirns und der Mundöffnung bricht bei Fischen und Amphibien die Pharynx- und Schlundwand an jeder Seite in Gestalt von 4—5 parallelen Spalten, den Kiemenspalten, nach außen durch. Bei den höheren Wirbeltieren findet nur eine tiefe Einfurchung von innen und von außen statt, aber kein Durchbruch, so daß in jeder Kiemenspalte eine dünne Verschlußmembran stehen bleibt. Die Wandstreifen zwischen den Spalten heißen die Kiemenbögen, auch Schlund- oder Viszeralbögen. In jedem derselben verläuft ein Gefäß; diese Schlundbogengefäße bilden jederseits die Verbindung zwischen dem ventral gelegenen Truncus arteriosus und den dorsal gelegenen primitiven Aorten (Aortenbögen, vgl. unten S. 726).

Die Extremitäten entstehen als solide Auswüchse der ventralen Leibeswand, welche sich später gliedern und geweblich differenzieren. Die Schwanzbildung als Ende der Wirbelsäule ist auch beim menschlichen Embryo als anfangs freier Fortsatz vorhanden (Fig. 245).

5. Spezielle Ausbildung der einzelnen Organe.

Von der speziellen Entwicklung der Organe können hier nur die Grundzüge kurz angegeben werden. Besonders die histologische Entwicklung wird gänzlich übergangen.

a. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Das Medullarrohr, dessen Lumen sich durch Wandverdickung immer mehr verengt, zeigt schon sehr früh an dem blasigen Hirnende zwei Querfurchen, wodurch drei Hirnblasen entstehen. Dieselben werden als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn bezeichnet. Das Vorderhirn bildet nach den Seiten je einen blasigen, später gestielten Auswuchs, die primäre Augenblase, ferner wachsen nach vorn zwei Blasen aus, welche als sekundäres Vorderhirn bezeichnet werden; der Rest des ursprünglichen Vorderhirns heißt nunmehr Zwischenhirn (vgl. Fig. 241).

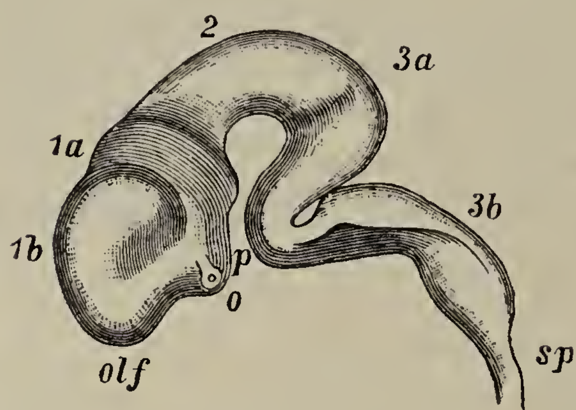


Fig. 241.
Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryos nach Mihalkowics.
1 a primäres Vorderhirn oder Zwischenhirn. *o* Sehnerv. *1 b* sekundäres Vorderhirn (Großhirnhemisphäre mit dem Riechlappen *olf*). 2 Mittelhirn und Scheitelbeuge. *3 a* sekundäres Hinterhirn (Kleinhirn). *p* Brücke u. Brückenbeuge. *3 b* Nachhirn (Kopfmark). *sp* Rückenmark.

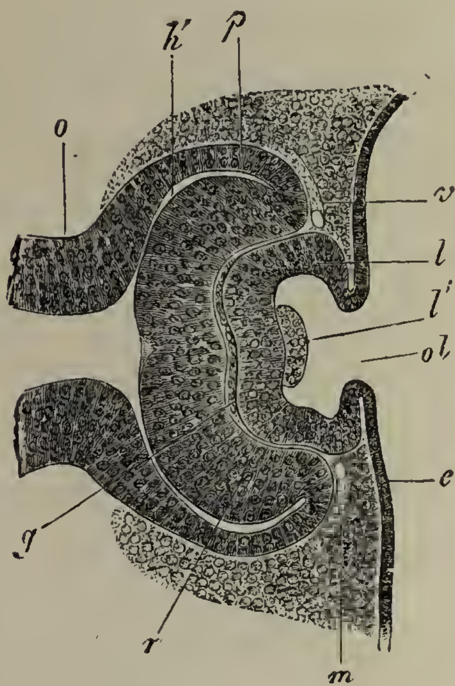
Auch das Hinterhirn gliedert sich in zwei Abteilungen: die vordere heißt sekundäres Hinterhirn, die hintere Nachhirn. Die sekundären Vorderhirnblasen, welche beim Menschen alle übrigen überwachsen, bilden die Großhirnhemisphären mit den Riechlappen, dem Balken etc., ihre Höhlungen die Seitenventrikel. Das Zwischenhirn bildet basal das Tuber cinereum, den Trichter und das Chiasma, lateral die Thalami, dorsal die Zirbel (S. 295); seine Höhlung ist der sog. dritte Ventrikel, welcher durch die Foramina Monroi mit den Seitenventrikeln kommuniziert. Die Mittelhirnhöhle ist der Aquaeductus Sylvii, seine dorsale Wand die Vierhügel. Die Höhle des Hinterhirns ist der vierte Ventrikel; die Wand ist: am sekundären Hinterhirn basal Brücke, dorsal Kleinhirn; am Nachhirn basal Kopfmark, dorsal die sog. Deckmembran. Der Rest des Medullarrohrs ist das Rückenmark mit dem Zentralkanal.

Durch ungleichmäßiges Längenwachstum nimmt das Gehirn eine S-förmige Krümmung an, indem am Mittelhirn eine dorsale Umknickung, die Scheitelbeuge, und am Hinterhirn eine basale, die Brückenbeuge, und eine dorsale, die Nackenbeuge, entsteht.

Von den peripherischen Nerven sprossen die motorischen aus

dem Zentralnervensystem hervor, und wachsen in das Mesoderm hinein, welches seinerseits die bindegewebigen Scheiden, vielleicht auch die Markscheiden liefert. Die sensiblen Nervenfasern entstehen durch Auswachsen der Spinalganglienzellen sowohl nach dem Zentrum wie nach der Peripherie (S. 257); die Spinalganglien selbst sprossen sehr frühzeitig als „Ganglienleiste“, welche sich später segmentiert, aus der dorsalen Fuge des Medullarrohres hervor. Die sympathischen Ganglien sind ventrale Sprossen der Spinalganglien, welche in die Tiefe wandern und Fasern aussenden. Nach einer anderen Ansicht (Hensen) entstehen die Nerven aus Interzellularfäden, welche alle Zellen untereinander verbinden sollen, also auch das Medullarrohr mit den Endorganen.

Von der Entstehung des Auges ist folgendes das Wichtigste. In die primäre Augenblase (S. 722) stülpt sich von der lateralen Seite her eine blasige Ausbuchtung des Ektoderms hinein, welche sich völlig abschnürt (vgl. Fig. 242 und 243), die Anlage der Linse. Von unten her



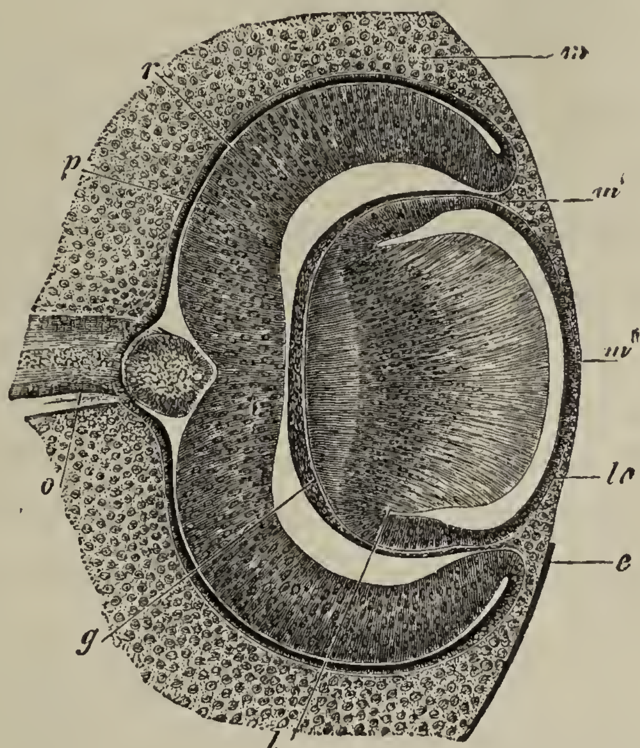


Fig. 242. *Fig. 243.*

Zwei Horizontalschnitte durch das Auge des Kaninchen-Embryos vom 12. und vom 14. Tage. *o* Stiel der Augenblase, Optikus. *p* hintere Lamelle derselben, in Fig. 243 schon zur Pigmentschicht entwickelt. *r* Vordere Lamelle oder Retina. *h'* Höhlung zwischen beiden Lamellen. *m* Mesodermhülle des Auges. *m'* Uebergang derselben in die als Glaskörperanlage *g* eingestülpte Partie. *m''* Anlage der Pupillarhaut und Kornea. *l* Linseneinstülpung des Ektoderms *e* (letzteres in Fig. 243 nicht vollständig erhalten), *le* vorderer dünner Teil der Linsenblase oder Epithel der Linsenkapsel. *l* warzenförmige Anlage in der Linseneinstülpung.

stülpt sich Bindegewebe in die primäre Augenblase ein und bildet die Anlage der Membrana pupillaris und des Glaskörpers. Unter dem Einfluß dieser Einstülpungen findet zugleich eine Zurückstülpung der primären Augenblase in sich selbst statt, wodurch dieselbe in die sog. sekundäre Augenblase umgewandelt wird. Dieser Vorgang (den man

sich an einem dünnwandigen Kautschukballon, an den ein weiter Kautschukschlauch angefügt ist, veranschaulichen kann) ist folgender: Die Blase stülpt sich samt ihrem Stiele von unten und von der Seite in sich selber ein, und schließt sich dann unten, wiederum samt dem Stiele, in sich selber zusammen, so daß sie, indem die unten entstandene Fuge verwächst, einen lateralwärts offenen Becher, und der Stiel ein doppeltes Rohr darstellt. Die innere Lamelle des Bechers wird zur Netzhaut mit Ausschluß des Pigmentepithels, und hängt mit dem inneren Rohr des Stieles zusammen; diese Teile sind die ursprünglich untere Hälfte der primären Augenblase und ihres Stieles; die äußere Lamelle der primären Augenblase wird dagegen zum Pigmentepithel. Der Stiel, dessen Lumen bald verschwindet, ist die Anlage des Sehnerven, in welchem jedoch die eigentlichen Optikusfasern erst später, anscheinend von den Ganglienzellen der Netzhaut hineinwachsend, auftreten. Chorioidea, Iris, Sklera und Kornea entstehen aus dem das Auge allseitig umgebenden Bindegewebe.

Von der Entstehung des Ohres kann hier nur erwähnt werden, daß auch hier eine sich abschnürende Einstülpung des Ektoderms die erste Anlage des Labyrinths darstellt, in welche der Akustikus von seinem Spinalganglion her, nämlich von dem aus der Ganglienleiste (S. 723) hervorgegangenen Ganglion acusticum hineinwächst.

Das Geruchsorgan entsteht ebenfalls durch eine Einstülpung des Ektoderms, welche sich jedoch nicht abschnürt. Die Bulbi olfactorii entstehen als Auswüchse der vorderen Hirnblase.

Ueber die Entwicklung der äußeren Apparate an den Sinnesorganen (Augenhöhlen, Gehörknöchelchen etc.) s. unten S. 729 f.

b. Der Darm, die anliegenden Drüsen und die Lungen.

Der Darmkanal bildet zuerst eine einfache Röhre. In ihr bildet sich in der Lebergegend eine bauchige Erweiterung, die Anlage des Magens (*e*, Fig. 245), welcher später durch Drehung seine bleibende Querlage einnimmt und dadurch einen Fundus und die beiden Kurvaturen erhält. Durch Verlängerung des Darmrohrs und gleichzeitige Verlängerung des Mesenteriums bilden sich dann die Dünndarmschlingen und die Dickdarmkrümmungen. Das im Embryo liegende Stück des Ductus omphalo-entericus reißt am Nabel ab und bildet bisweilen einen rudimentären Anhang des unteren Ileumteiles (Diverticulum ilei).

Ueber die Ausbildung der Mund- und Rachenhöhle s. unten S. 729.

Die in den Darm mündenden mikro- und makroskopischen Drüsen

entstehen sämtlich durch Ausstülpungen des Entoderms oder Darmepithels in die Darmfaserplatte hinein, wodurch die zellige Anlage der Drüsen gebildet wird, während das Mesoderm die bindegewebige und muskulöse, gefäßhaltige Umhüllung liefert. Geht die Ausstülpung so weit, daß auch die Darmfaserplatte selbst vorgestülpt wird, wie bei allen größeren Drüsen, so muß die ausgestülpte Darmwand offenbar in die Pleuroperitonealhöhle hineinwuchern, in welcher in der Tat alle in den Darm mündenden Drüsen (vom Peritoneum überzogen) liegen, wie die Leber und das Pankreas. Die Speicheldrüsen bleiben in die Masse des Mesoderms eingelagert.

Die Leber entsteht dicht oberhalb des Nabels zunächst als eine rinnenförmige, longitudinale Ausbuchtung des Darmes in das ventrale Mesenterium (S. 716) hinein. Das hintere Ende der Ausbuchtung entwickelt sich zu Gallenblase und Gallengang. Das vordere Ende wächst zu einem verzweigten Röhrensystem aus; die feinsten Zweigchen bilden das vielfach verschlungene Netzwerk der Leberkanälchen, deren innige Verflechtung mit den Gefäßen das Parenchym der Leberinseln darstellt: die gröberen Kanäle sind die Gallenkanäle. Die Leber umwächst den Stamm der V. omphalo-mesenterica (S. 717), welche mit ihren Gefäßen Verbindungen eingeht; eine in sie mündende Darmvene, welche bestehen bleibt, bildet mit jenen Verbindungen später die Pfortader. Ueber die Verbindung mit der Nabelvene s. S. 719.

Auch die Lungen entstehen aus einer unpaaren rinnenförmigen Ausbuchtung der ventralen Wand des Schlunddarms, oberhalb des Herzens. Aus dem hinteren Ende entwickelt sich jederseits ein zu einem verzweigten Röhrensystem sich umbildendes Bläschen, welches in die Pleuroperitonealhöhle hineinwächst. Das vordere Ende, welches mit dem Pharynx zusammenhängt, entwickelt sich zu Luftröhre und Kehlkopf.

Die bisher genannten Drüsen sind offen bleibende Ausstülpungen des Entoderms. Einige andere entstehen dagegen durch Ausstülpung und Abschnürung und haben daher keinen Ausführungsgang. Die Schilddrüse entsteht aus einer unpaaren, vom Munde ausgehenden, und einer paarigen Ausstülpung des Epithels der Rachenhöhle; dieselben schnüren sich ab, und teilen sich immer weiter zu kugeligen Epithelbläschen; die Kommunikation der ersteren mit der Zungenoberfläche persistiert längere Zeil als Can. thyreoglossus, ihre Mündung dauernd als For. coecum der Zunge. Die Thymusdrüse entsteht als Epithelschlauch von der 3. Schlundtasche aus; das Epithel wird durch einwanderndes lymphoides

Bindegewebe und Blutgefäße bis auf geringe Reste (HASSALL'sche konzentrische Körper) zerstört.

Milz und Nebennieren entwickeln sich aus dem Epithel der Leibeshöhle; das Mark der Nebennieren entsteht aus einer Anlage des Sympathikus. Die Angaben der Autoren sind sehr verschieden.

c. Das Gefäßsystem.

Das Herz, anfangs ein grader medianer Schlauch (S. 717), ändert schon sehr frühzeitig seine Form so, daß das Ganze mit den Venenanfängen eine Sförmige Gestalt annimmt (vgl. Fig. 235). Die Ursache hiervon liegt darin, daß eine Zeit lang die Schlundbogengefäße nach hinten an Zahl zunehmen, während die vorderen schwinden; hierdurch wird das vordere Herzende nach hinten geschoben, während das Venenende seinen Platz behält. Es lassen sich jetzt drei Abteilungen am Herzen erkennen, die hintereinander sich kontrahieren, Venensinus (aus welchem später die beiden Auriculae sich ausstülpen), Kammer und Bulbus aortae. Jetzt bildet sich eine längsverlaufende Scheidewand, zuerst in der Kammer, später im Venensinus (unvollkommen), wodurch zwei getrennte Kammern und zwei durch das For. ovale kommunizierende Vorhöfe entstehen.

Von den drei zuletzt übrigen Schlundbogengefäßen (3.—5.) liefert das dritte die Karotiden, das vierte bildet links den bleibenden Aortenbogen, der zur ursprünglichen Aorta descendens führt und aus dem die Gefäße des ersten Paares entspringen; sein rechter Ast bildet die Anonyma und die Subclavia dextra. Vom fünften Paare verschwindet der rechte Bogen, der linke gibt die Art. pulmonalis ab, und bleibt mit der Aorta descendens verbunden; das Verbindungsstück ist der Ductus Botalli. Die Subclavia sinistra entspringt aus dem bleibenden Aortenbogen. Zur Erläuterung diene Fig. 244. Zuletzt teilt sich der Arterienbulbus so, daß der die Lungenarterien abgebende Abschnitt mit der rechten Kammer, und der Rest (mit dem Aortenbogen) mit der linken verbunden ist. Noch aber kann alles Blut auch aus dem rechten Herzen in die Aorta gelangen, auch ohne vorher durch die Lungen zu fließen, nämlich teils durch das For. ovale, teils durch den Ductus Botalli. Erst wenn die Lungenatmung begonnen hat, nach der Geburt, schließen sich

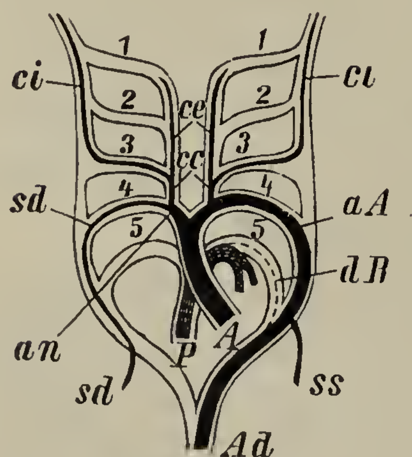


Fig. 244.
Metamorphose der Aortenbögen (*1*—*5*) nach Rathke. *A* Aorta. *P* Pulmonalarterie. *aA* Bleibender Arcus aortae. *Ad* Aorta descendens. *dB* Ductus Botalli. *an* Arteria anonyma. *sd* Subclavia dextra. *ss* Subclavia sinistra. *cc* Carotis communis. *ce*, *ci* Carotis ext. und int.

diese beiden Kommunikationen (näheres S. 524), so daß nunmehr das ganze Blut des rechten Herzens in die Lungen geführt wird. Zugleich schließen sich jetzt der Ductus Arantii und die Nabelgefäße (über die Arterien s. S. 524, die Vene verengt sich nur bis auf einen engen Kanal), indem sie sich in Ligamente umwandeln.

Das fötale Blut ist (bei Tieren) ärmer an Blutkörpern und Sauerstoff als das mütterliche, enthält aber Hämoglobin in ziemlicher Menge und von normaler Bindekraft für Sauerstoff. Der arterielle Druck ist geringer, der venöse dagegen höher, die Stromgeschwindigkeit geringer als bei der Mutter (Cohnstein & Zuntz).

d. Die inneren Harn- und Geschlechtsorgane.

Die inneren Harnorgane entwickeln sich folgendermaßen: Die ursprüngliche Anlage jederseits, der Wolff'sche Gang (S. 715) ist am Kopfende blind geschlossen und kommuniziert am Schwanzende mit dem Hinterdarm oder der Kloake. An der inneren Seite dieses Ganges entstehen nun eine Reihe querer, ursprünglich solider und später hohl werdender Zellbalken, welche vom Peritonealepithel her gegen den Wolff-schen Gang wachsen und schließlich sich mit ihm vereinigen und in ihn münden (Kölliker). Diese Seitenzweige verlängern und krümmen sich und erhalten an ihrem peritonealen Ende unter Verlust ihrer ursprünglichen Kommunikation mit der Peritonealhöhle je eine Kapsel mit Gefäßknäuel, wie die der späteren Niere. So entsteht die Urniere oder der Wolff'sche Körper, ein langgestrecktes drüsiges Organ mit halbfiederförmig einmündenden geknäuelten Harnkanälchen. Ihr Sekret ergießt sich durch den Urnierengang in den Urachus nahe der Kloake. Sie funktioniert nur ganz kurze Zeit als Sekretionsorgan, und wird dann zurückgebildet bis auf diejenigen Reste, welche in den Dienst des Geschlechtsapparates treten (s. unten).

Die Harnbildung übernimmt alsdann die bleibende Niere, welche eine doppelte Anlage hat. Eine röhrenförmige Ausstülpung vom Schwanzende des Urnierenganges, welche parallel diesem in die Höhe wächst, wandelt sich in Ureter, Nierenbecken, grade Harnkanälchen (ausführender Teil) um. Die gewundenen Kanälchen mit den Malpighi'schen Kapseln (sekretorischer Teil) entstehen aus einem Nierenblastem, welches aus dem Peritonealepithel sich bildet (Balfour u. A.). Beide Teile treten sekundär mit einander in Verbindung.

Neuerdings wird als besondere Bildung noch die Vorniere unterschieden, welche sich vor der Urniere, in ähnlicher Weise wie diese, entwickelt und ebenfalls Gefäßknäuel enthält. Die Kommunikationen der Urnierenkanäle mit der Bauchhöhle persistieren als Wimpertrichter oder Nephrostomen bei Amphibien und manchen Fischen.

Die Anlage der inneren Geschlechtsorgane ist bei beiden Geschlechtern anfangs gleich.

Die Geschlechtsdrüsen stammen in ihren spezifischen Bestandteilen (Eifollikel des Ovariums, Tubuli seminiferi des Hodens) vom Keimepithel ab, einer modifizierten Partie des Epithels der Leibeshöhle, an der medialen Fläche der Urniere gelegen. Die Markstränge des Ovariums sowie die Tubuli recti, Rete und Coni vasculosi testis entstehen dagegen aus dem vorderen Teil der Urniere (Geschlechtsstränge, Geschlechtsteil der Urniere). Der hintere Teil der Urniere bleibt beim Weibchen als Paroophoron (Parovarium, ROSENMÜLLER'sches Organ), beim Männchen als Paradidymis (Parepididymis, GIRALDÈS'sches Organ) bestehen.

Der Urnierengang wird beim männlichen Geschlecht zum Samenleiter mit Samenbläschen; er verschwindet beim weiblichen Geschlecht. Beim erwachsenen Weibe ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt im Collum uteri (BEIGEL, DOHRN). Bei Wiederkäuern und Schweinen erhält er sich in verkümmertem Zustande (GARTNER'sche Kanäle).

Der MÜLLER'sche Gang, welcher ebenfalls bei beiden Geschlechtern angelegt wird, funktioniert umgekehrt nur beim Weibe. Er entsteht durch longitudinale Abspaltung aus dem Urnierengang und ist diesem parallel; bei Amnioten scheint übrigens das Keimepithel an seiner Bildung beteiligt zu sein. Aus den MÜLLER'schen Gängen entstehen die Tuben mit den Fimbrien, und aus dem unteren verschmolzenen Abschnitt Uterus und Vagina. Beim männlichen Geschlecht verschwindet der Kanal; als einzige Ueberreste desselben bleiben am oberen Ende die Hydatide des Nebenhodens, am unteren Ende der Sinus prostaticus (Uterus masculinus) erhalten.

Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen selbst geschieht folgendermaßen (PFLÜGER, HIS, WALDEYER, KOSTER u. A.): Durch die gegenseitige Durchwachsung des Keimepithels und des Bindegewebes, und durch Abschnürung von Teilen des ersteren, entsteht ein kavernöses, von Zellen ganz erfülltes Röhrensystem in dem Ovarialstroma: die sog. Eischläuche (VALENTIN), resp. die Samenampullen niederer und die Samenkanälchen höherer Wirbeltiere. Diese Gebilde enthalten zweierlei Zellen, a) indifferente (Granulosazellen; Stützzellen des Hodens [S. 695]), b) die eigentlichen, weit größeren Eizellen (Ureier und deren Abkömmlinge), resp. Ursamenzellen. Später schnüren sich im Eierstock die Schläuche zu Abteilungen ab, deren jede eine, seltener mehrere Eizellen, umgeben von Granulosazellen enthält; dies sind die GRAAF'schen Follikel,

deren volle Ausbildung schon S. 691 angegeben ist. Die Eier selbst erhalten ihre Zona pellucida und den Nebendotter möglicherweise von der dem Ei unmittelbar anliegenden Schicht zylindrischer Granulosazellen (S. 691). Im Hoden treten die Samenröhren mit dem Rete testis (S. 728) in Kommunikation.

Durch welche Einflüsse das Geschlecht des Embryo entschieden wird, ist noch völlig unbekannt, obgleich neuerdings die Frage experimentell mit künstlicher Befruchtung bei Amphibien in Angriff genommen ist (Born, Pflüger). Jedenfalls erfolgt die Entscheidung schon bei der Befruchtung, oder ist schon im Ei gegeben, denn Zwillinge, welche aus einem Ei hervorgegangen sind (bei einem Gürteltier, Praopus, ist dies der normale Fall, Kölliker), also gemeinsames Chorion haben, sind stets desselben Geschlechts. Statistische Regeln, wie z. B. die Hofacker-Sadler'sche, daß wenn der Vater älter ist, als die Mutter, die Wahrscheinlichkeit der männlichen Geburt um wenige Prozente größer ist, als die der weiblichen, können zur Lösung der Frage nichts beitragen.

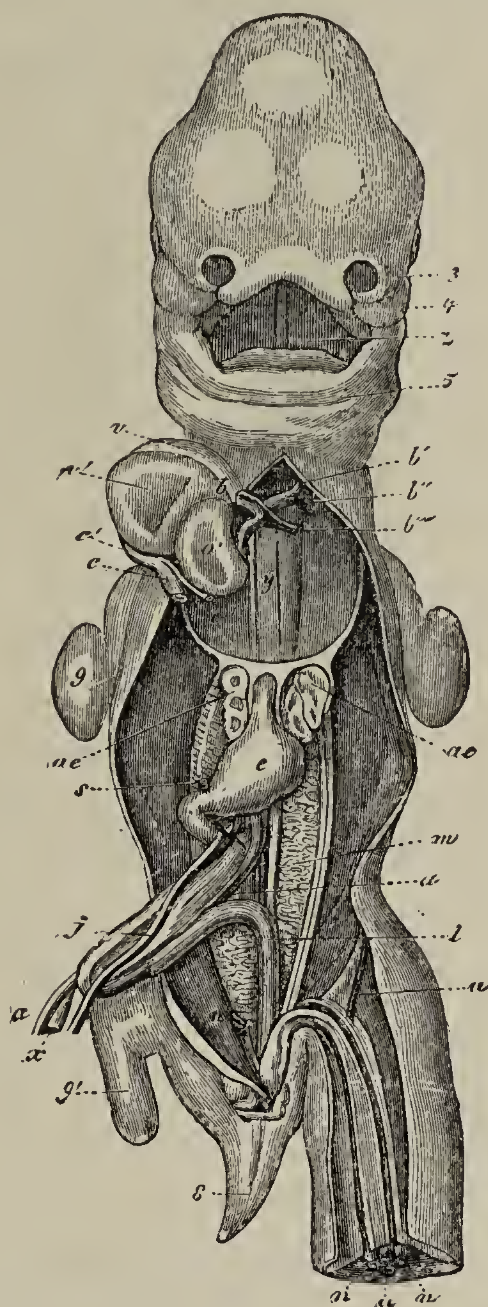


Fig. 245.

35täg. menschlicher Embryo n. Coste. Brust und Bauch geöffnet; Leber entfernt. Der Nabelstrang geöffnet und die zum Dottersack gehörigen Teile desselben nach links hinübergelegt. *3* äußerer Nasenfortsatz; *4* Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; *5* primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b* Aortenbulbus; *b'b''b'''* 1. bis 3. Aortenbogen; *vv'* rechte und linke Herzkammer; *o'* linkes Herzohr; *c c' c''* obere Hohlvenen und Venensinus; *ae* Lunge; *e* Magen; *j* Vena omph.-mesent. sin.; *s* deren Fortsetzung (spätere Pfortader); *x* Dottergang; *a* Art. omph.-mesent. dextr.; *i* Enddarm; *m* Wolff'scher Körper; *n* Art. umbilicalis; *8* Schwanz; *9 9'* vordere und hintere Extremität.

e. Die äußeren Kanalöffnungen und deren Anhangsapparate.

Die obere Darmöffnung (S. 716) bildet eine zwischen dem Schädel, d. h. der mesodermalen Umhüllung des Gehirns, und dem ersten Kiemenbogenpaar gelegene weite Höhle, welche die gemeinsame Mund- und Nasenhöhle darstellt (vgl. Fig. 245). Das erste Bogenpaar wird zum Unterkiefer nebst den angrenzenden Schädelteilen, darunter auch Amboß, Hammer und Steigbügelschenkel; dadurch, daß es ferner in den Raum der Mund- und Nasenhöhle zwei einander entgegenwachsende Aeste sendet, welche

sich zum Oberkiefer und Gaumen entwickeln, wird eine Trennung der Mund- und Nasenhöhle bewerkstelligt; geschieht das Zusammenwachsen dieser Fortsätze nicht vollkommen, so entsteht Hasenscharte, Wolfsrachen etc. Die Zunge entsteht in ihrem vorderen, papillentragenden Teile als Auswuchs an der Innenseite des Unterkiefers; die papillenlose, aber drüsenreiche Zungenwurzel dagegen aus zwei seitlichen Auswüchsen von dem hintersten Teil des 2. und 3. Bogens; die V-förmige Vereinigungsfurche der drei Anlagen erhält sich als Linie der Papillae vallatae und des Foramen coecum. Den Gebilden des ersten Kiemenbogens wachsen vom Schädel her die Stirn- und Nasenfortsätze, die Nasenscheidewand etc. entgegen, wodurch die Augen- und Nasenhöhlen ihren Abschluß finden. Die Zahnsäckchen entstehen durch eine sich abschnürende Einstülpung des Ektoderms. (Näheres s. unten S. 732.) Das zweite Kiemenbogenpaar liefert die Steigbügelplatte, den Proc. styloideus, das Lig. styloideum und das kleine Horn des Zungenbeins; das dritte das große Horn und den Körper des letzteren; das vierte und fünfte den Schildknorpel. Die erste Schlundspalte liefert Gehörgang, Paukenhöhle und Tuba Eustachii.

In der Kloake (S. 716, 719), welche nach außen membranös abgeschlossen ist (Kloakenmembran), wächst die Scheidewand zwischen Darm und Urachus (Harnblase) so weit vor, daß das Darmrohr sich von der Allantois vollständig abschließt; dies ist die Anlage des Dammes (Perineum). Der Allantoisteil enthält die Oeffnungen der Ureteren, ferner der Müller'schen und Wolff'schen Gänge, d. h. der inneren Geschlechtsorgane, und heißt daher Sinus urogenitalis. Die Kloakenmembran ist durch den Damm in eine Urogenitalmembran und eine Analmembran zerfallen, von denen zuerst die erstere durchbricht (Urogenitalöffnung), später die letztere (Afteröffnung).

Vor der Urogenitalöffnung entsteht ein länglicher Körper (Geschlechtshöcker), welcher an der Unterseite eine Rinne trägt, die nach hinten in den Sinus urogenitalis ausläuft. Die Ränder dieser Rinne schließen sich beim männlichen Embryo, wodurch die kanalförmige Harnröhre entsteht, die an der Spitze des Geschlechtshöckers, des Penis, mündet; den hinteren Teil der Harnröhre bildet der Sinus urogenitalis. Beim weiblichen dagegen bleibt die Rinne offen, ihre Ränder wachsen zu den kleinen Schamlippen aus, und der Höcker selbst wird zur Klitoris. Der Sinus urogenitalis aber verkürzt sich so, daß er nur noch eine Grube zwischen den kleinen Schamlippen bildet, in welche die Vagina und die Harnblase (als kurze Harnröhre) gesondert münden. Ferner liegen zu beiden Seiten der

ursprünglichen Urogenitalöffnung zwei Hautwülste, welche weiblich die großen Schamlippen bilden, männlich aber über dem hinteren Harnröhrenteil zum Skrotum zusammenwachsen und sich in einer persistierenden Nahtlinie (Raphe) schließen. In das Skrotum steigen im 8.—9. Monat die Hoden aus der Bauchhöhle durch den Leistenkanal hinab (Descensus testiculorum), ein Vorgang, hinsichtlich dessen auf die anatomischen Lehrbücher verwiesen wird.

Rückblick auf die männliche und weibliche Entwicklung nach Hertwig:

Männlich	Ausgangsform	Weiblich
Samenkanälchen	Keimepithel	Eierstocksfollikel
Nebenhoden	Urniere, Geschlechtsteil	Epoophoron
Parepididymis	„ Harnteil	Paroophoron
Vas def., Ves. semin.	Urnierengang	Gartner'sche Kanäle
Hydatide d. Nebenhodens	Müller'scher Gang	Tuben und Fimbrien
Sinus prostaticus		Uterus und Vagina
Pars membr. urethrae	Sinus urogenitalis	Vestibulum vaginae
Penis	Geschlechtshöcker	Klitoris
Pars cavern. urethrae	Geschlechtsfalten	Labia minora
Skrotum	Geschlechtswülste	Labia majora

6. Chronologie der Embryonalentwicklung.

Bei weitem die meisten Untersuchungen über die Entwicklung betreffen die Eier von Tieren, und zwar unter den Wirbeltieren wegen der leichten Beschaffung hauptsächlich (aus den vier Hauptklassen) Lachs, Frosch, Hühnchen und Kaninchen. Die Chronologie ist für diese Tiere sehr genau bekannt. Vom Menschen sind aus der ersten Zeit der Eientwicklung, in welche grade die wichtigsten Vorgänge fallen, nur wenige Eier untersucht, welche durch Aborte oder Tod der Mutter zur Anschauung kamen; aus der 1. Woche ist sogar anscheinend kein einziges menschliches Ei bekannt. Aus den spärlichen vorhandenen Angaben läßt sich ungefähr entnehmen, daß die Furchung in der Mitte der 2. Woche beendet ist; in die 2. Woche (Eier 3—6 mm) fällt anscheinend die Anlage der Keimblase und Keimblätter, ferner der Chorionzotten; in die 3. Woche (Eier bis etwa 15 mm, Embryo 4—6 mm?) ein großer Teil der Embryonalabschnürung, Bildung des Amnions, der Kiemenbögen, der Mundbucht, des Herzens und der Aorten; in die 4. Woche (Eier 15—30 mm, Embryo 6—12 mm) Auftreten der Sinnesblasen, der Extremitätenstummel, der Leber, des Pankreas, der Wolff'schen Körper; in der 5. und 6. Woche ist der Darm völlig abgeschnürt, der Magen entwickelt u. s. w., der bisher stark gekrümmte Embryo ist mehr gestreckt. Im 3. Monat ist die äußere Körperform schon sehr vollständig in allen Teilen ausgebildet, mit Ausnahme des Descensus testiculorum, der erst im 8.—9. Monat stattfindet.

7. Die Entwicklungsvorgänge nach der Geburt.

Mit der Geburt sind weder die formellen, noch die funktionellen Entwicklungsvorgänge abgeschlossen. Namentlich der Beginn des extra-

uterinen Lebens und die folgende Zeit bis zur Pubertät sind durch wichtige Entwicklungsvorgänge ausgezeichnet. In diesen Zeitraum (Säuglings- und Kindesalter) fällt die Entwicklung der Knochen, der ersten und zweiten Zähne, das energischste Wachstum, vor allem aber die Entwicklung der Seelentätigkeiten, welche von der ersten niederen, dem Reflexe nahestehenden Stufe durch die Mannigfaltigkeit der äußeren Eindrücke (Erfahrung, Lernen) immer weiter sich ausbilden.

Bei neugeborenen Tieren ist die Erregbarkeit der Muskeln und Nerven gering, Latenzzeit und Zuckungskurve der Muskeln noch lang und die tetanisierende Reizfrequenz gering (C. und A. Westphal, Soltmann, Patrizi & Mensi). Das Großhirn ist noch sehr unentwickelt (S. 303); ebenso haben die Hemmungsfasern des Vagus noch keinen Tonus (Soltmann), sind aber auf Reizung wirksam (v. Anrep, Langendorff).

Die erste Dentition (Durchbruch der 20 Milchzähne) erfolgt vom 6. bis 8. Monat nach der Geburt bis zum 2. oder 3. Lebensjahre. Schon in der 6. Embryonalwoche zeigt sich an beiden Kieferrändern eine Zahnleiste, d. h. ein plattenförmiges Hineinwachsen des Kieferepithels in das Mesoderm; die Zahnleiste bildet für jeden der 10 Zähne eine Verdickung (Schmelzorgan), und schnürt sich später ganz vom Kieferepithel ab. Jedes Schmelzorgan wird von einer hineinwachsenden papillenförmigen Wucherung des Mesoderms (Zahnpapille) in sich zurückgestülpt; der größere Teil des Organs bildet die später vergehende Schmelzpulpa; nur die Epithelzellen auf der Kuppe der Zahnpapille bilden durch eine Absonderung von ihrer der Papille aufliegenden Fläche den Schmelz; diejenigen des Umschlagsrandes bilden die Epithelscheide der Zahnwurzel, deren Periost vom Mesoderm geliefert wird. Die Zahnpapille entwickelt an ihrer Krone eine pallisadenartige Zellschicht, die Odontoblasten, welche das Zahnbein absondern; der Rest wird zur Zahnpulpa. Das die ganze Anlage umschließende Zahnsäckchen wird ebenfalls vom Mesoderm gebildet.

Die Anlage für die 32 bleibenden Zähne, welche erst nach dem Ausfallen der Milchzähne allmählich vom 7. bis zum 18. Lebensjahre zum Durchbruch gelangen, erfolgt schon von der 17. Embryonalwoche ab durch eine von der Zahnleiste auf der Zungenseite sich abzweigende Sprossung, welche im übrigen die gleichen Entwicklungsstadien durchmacht, wie diejenige des Milchgebisses.

Das Wachstum ist die Zunahme in allen Dimensionen und im Gewichte des Körpers, bewirkt durch einen Ueberschuß der Einnahmen über die Ausgaben. Sämtliche Gewebe und Körperteile nehmen daran teil, so daß im allgemeinen die Proportionen des wachsenden Körpers erhalten bleiben; das Schema des Wachstums ist hauptsächlich die Zunahme der Anzahl der gewebsbildenden Elemente, im allgemeinen eine Wirkung der Zellteilung, — weit weniger die Vergrößerung der bereits bestehenden; jedoch kommt auch diese als Wachstumsmodus vor. Das gewöhnliche Maß für das Wachstum ist die Längenzunahme des Körpers, und diese wiederum hauptsächlich an das Längenwachstum der Knochen geknüpft, welches etwa bis zum 22. Lebensjahre dauert. —

Das Wachstum in anderen Dimensionen und die Gewichtszunahme dauert etwa bis zum 40. Jahre fort.

Eine Gewichtsabnahme kommt vor in den ersten Lebenstagen nach der Geburt; ferner nach dem 40.—50. Lebensjahre, woran sich etwa vom 50. Jahre ab eine geringe Längenabnahme schließt.

Man teilt gewöhnlich das Leben in folgende Zeitabschnitte (Lebensalter) ein:

Lebensalter.	Charakteristik.	Dauer.
Säuglingsalter.	Bis zur ersten Dentition. Stärkstes Wachstum (um ca. 20 cm).	Bis zum 7.—9. Monat.
Kindesalter.	Bis zur zweiten Dentition. Wachstum im 2. Jahre ca. 10, im 3. ca. 7, dann pro Jahr ca. $5\,^1/_2$ cm.	Bis zum 7. Jahre.
Knabenalter.	Bis zur Pubertät.	7.—14. Jahr.
Jünglingsalter.	Bis zum Abschluß des Längenwachstums.	15.—22. Jahr.
Alter der Reife.	Bis zur beginnenden Rückbildung (Involution beim Weibe).	22.—45. Jahr.
Alter der langsamen Rückbildung.	Späteres Mannes- und Greisenalter.	45. Jahr bis zum Ende.

Die mannigfachen senilen Rückbildungsprozesse werden, da die Grenze des Pathologischen nicht sicher zu ziehen ist, besser in pathologischen Werken behandelt.

8. Der Tod.

Bei allen Tierarten existiert eine ziemlich bestimmte Lebensgrenze, so daß man das Erlöschen der Funktionen zum normalen typischen Entwicklungsgange der Organismen zählen muß. Die eigentliche Ursache des normalen oder physiologischen Todes ist aber ebenso unbekannt wie die der Pubertätsentwicklung oder irgend eines anderen typischen Prozesses. Bei niederen Tieren ist häufig der Tod an die Vollendung des Fortpflanzungsgeschäftes geknüpft. Beim Menschen grade ist wegen der Mannigfaltigkeit der durch das Kulturleben u. dgl. eingeführten Schädlichkeiten die eigentliche typische Altersgrenze nicht angebbar; der Marasmus senilis umfaßt eine große Reihe pathologischer Erscheinungen von wenig regelmäßigem Eintritt und Verlauf, welche zur Erklärung des Todeseintrittes nicht ausreichen. Es sind Fälle von nahezu 150jähriger Lebensdauer festgestellt.

Bei weitem die meisten Leben endigen durch zufällige Schädigungen, bei welchen die unmittelbare Todesursache in vielen Fällen übersehbar ist, namentlich wenn Kreislauf oder Atmung, die beiden für das Leben des Warmblüters unentbehrlichsten Funktionen, gestört werden. Jedoch läßt sich sehr häufig, namentlich bei pathologischen Prozessen, die un-

mittelbare Todesursache nicht angeben. Als Zeichen des eingetretenen Todes wird am besten der Herzstillstand betrachtet, weil dieser leicht konstatierbar, und zugleich diejenige Leistungsunterbrechung ist, welche am sichersten alle übrigen nach sich zieht. Abkühlung, Totenstarre sind Erscheinungen, welche erst längere Zeit nach dem Tode eintreten..

Der tote Körper fällt der Fäulnis anheim, falls nicht vorher Vertrocknung (Mumifikation) eintritt, wie z. B. in der Regel an sehr kleinen Tieren bei gewöhnlicher Luftbeschaffenheit. Die Fäulnis ist ein unter der Einwirkung von Organismen eintretender komplizierter chemischer Prozeß, bei welchem die organischen Bestandteile einer langsamen Oxydation unterliegen, und spezifische Produkte, darunter gewisse Alkaloide (Ptomaine, S. 91), entstehen. Da Keime der Fäulnisbakterien beständig in der Umgebung und auf der Oberfläche des Körpers vorhanden sind, so muß angenommen werden, daß das lebende Protoplasma ihre Einwanderung und Vermehrung verhindert.

Auch ohne Fäulnis, bei Fernhaltung septischer Bakterien, finden nach dem Tode langsame Zersetzungen tierischer Gewebe und Flüssigkeiten statt, welche bei ersteren bis zur Verflüssigung führen können. Diese Vorgänge werden als Autodigestion oder Autolyse bezeichnet. Sie bestehen grösstenteils in hydrolytischen Spaltungen, welche anscheinend durch Enzyme von ähnlichen Eigenschaften wie die der Verdauungsenzyme eingeleitet werden. Ob dieselben schon während des Lebens vorhanden sind, oder erst nach dem Tode entstehen, ist noch nicht festgestellt. — Ueber Verwesung mit Bildung von Leichenwachs s. S. 657.

Sachregister.

Beim Nachschlagen wolle man berücksichtigen, daß die lateinischen und griechischen Fremdwörter, außer wo sie mit fremdländischer Endung auftreten, phonetisch geschrieben sind, also z. B. Karbonate, Zentralorgane, Akkommodation, Akzent; dagegen Centrum ciliospinale. Canalis neurentericus. Bei den chemischen Bestandteilen des Körpers sind im allgemeinen nur diejenigen Stellen angeführt, welche ihre chemische Natur, nicht diejenigen, welche ihr Vorkommen betreffen.

Abbe'sche Vergrößerung 425.
Abbildung, reelle, virtuelle 40, 42; nicht homozentrische 52; durch eine sphärische Fläche 41; durch zwei und mehr Flächen 46, 48; durch Spiegel 40, 45; durch Linsen 49, 424; im Auge 385, 400.
Abblendung von Strömen 61.
Abdominaltypus der Atmung 544.
Abducens, Ursprung 280; Physiologie 287.
Aberration 53; im Auge 401.
Aberroskop 401.
Abführmittel 618.
Abklingen von Tönen 373; von Lichteindrücken 409, farbiges 415, 417.
Abmortual 142.
Abnabelung 707.
Absonderung, Geschichtliches 556; Modus 557, 558, 598; paralytische 564; innere 600.
Absorption s. Aufsaugung; von Gasen 22.
Absorptionskoëffizienten 23.
Absorptionsspektra 54, 467.
Absterben 731; des Blutes 473; der Muskeln 149; der Nerven 233.
Abterminal 142.
Abwechselungen, Volta'sche 225.
Abweichung, sphärische 53, des Auges 401; chromatische 55, des Auges 400.
Accelerans cordis 492.
Accessorius, Ursprung 279; Physiologie 285.
Achromasie 55.
Achromatische Substanz 113.
Achselhöhle, Temperaturmessung 668.
Acusticus, Ursprung 279; Physiologie s. Gehörorgan.
Adamkiewicz'sche Reaktion 105.
Adaptation 408, 420.
Addison'sche Krankheit 601.
Adenin 98.
Adenoidgewebe s. Retikulärgewebe.
Aderfigur, Purkinje'sche 405, 427.
Aderhaut s. Chorioidea.
Aderlass s. Blutentziehung.
Adiabatische Prozesse 15, 16, 17.
Adipocire 657.
Admortual 142.
Adrenalin 601.
Aequivalente der Energieformen 10, 12.
Aëroplethysmograph 547.
Aërotonometer 526.
Aesthesiometer 334.
Aesthesodie 262.
Aethal 90.
Aether, Wirkung auf Blut 464.
Aetherarten 89.
Aethylen-, Aethyliden-Milchsäure 58, 88.
Aethylenimin s. Spermin.
Aethylschwefelsäure 90.
Affen, Temperatur 668.
After 274, 618; Entstehung 716, 730; widernatürlicher 624.
Agonie, Schweißabsonderung 572.
Akkommodation, des Ohres 356; des Auges: Geschichtliches 347, Wesen 386, Mechanik 390, binokuläre 436, Einfluß auf Distanzschätzung 450.
Akkommodationslinse 388.
Akkommodationsphosphen 429.
Akkumulator 70.
Akrylsäure 87, 97.
Aktionsströme, des Muskels 135, 160, 166; des Nerven 238, Beziehung zur Nervenleitung 243; des elektrischen Organs 248; der Zentralorgane 262, 304; der Netzhaut 407; des Herzens 496; der Drüsen s. Sekretionsströme.
Akzent 213.

Alanin 87.
Albumin s. Eiweißkörper.
Albuminate 107.
Albuminoide 107; Verdauung 622.
Albuminurie 585.
Albumosen 107, 622.
Aldehyde 86.
Aldosen 101.
Alezithale Eier 689.
Alkalialbuminat 107.
Alkohol 86; in Getränken 665; Wirkung auf Blut 464, auf den Stoffumsatz 652, auf die Temperatur 684.
Alkoholgärung 101, 622.
Alkoholsäuren 87.
Allantoin, Allantursäure 96, 97, 578.
Allantois 719, 720.
Alloxurkörper 97.
Alloxyproteinsäure 577.
Alterationstheorie 166.
Alternativen s. Abwechselungen.
Amboß s. Gehörknöchelchen.
Ameisensäure 87.
Ametropie 388; Bestimmung s. Optometrie.
Amide, Amine 91.
Aminosäuren 92.
Ammoniak 84; im Blute 528; Ausscheidung durch Atmung 530; Ueberführung in Harnstoff etc. 583.
Amnion 718, 720.
Amöboidbewegung 114; angebliche der Neuronen s. Neuronen.
Amphibien, Stimmbildung 203; Stimmreflex 264; Blut 462, 465; Kreislauf 483; Atembewegung 548; Niere 727; Haut 115, 560, 593; Eier und Zeugung 264, 689, 697, 699.
Ampullen s. Labyrinth.
Amylnitrit 636.
Amylum s. Stärke.
Anämie des Gehirns 318.
Anämische Krämpfe 290, 552.
Analmembran 730.
Anektase 540, 546; künstliche 542.
Anelektrotonus s. Elektrotonus.
Anemokalorimeter 671.
Anfangszuckung 133, 163.
Angelikasäure 87.
Animalische Funktionen 4.
Anion s. Ionen.
Anisotropie 56; Erkennung 57; des Muskels 127, 128.
Anissäure, Anisursäure 580.
Anklingen, akustisches 373; optisches 408.
Anpassung s. Züchtung.
Antagonisten 146, 182.
Antienzyme 629.
Antipepsin 629.
Antipepton 625.
Antiperistaltik 615.
Antiphon 351.
Antitrypsin 629.
Antrum pylori s. Magenbewegung.
Anus s. After.
Aorta, Aortenbögen, Entwicklung 717, 726.
Aortenbulbus 483, 484, 497.
Aphasie 305.
Aplanatismus 53.
Apnoe 551, 553; O-Gehalt des Blutes 529; Beziehung zum Brechakt 613, zur Strychninwirkung 265.
Apomorphin 614.
Apoplexie 299.
Apperzeptionszeit 314.
Appetitsaft 566.
Aquaeductus cochleae, vestibuli 358; Sylvii 275.
Arachinsäure 87.
Arbeit 8, 9, 139; des Stromes 75; innere und negative 140, 153, 675; s. auch Muskelanstrengung.
Arbeitsdyspnoe 554.
Area vasculosa 716, 720.
Arginin 99.
Aromatische Verbindungen 85, 89.
Arrectores pili 680.
Arsen, arsenige Säure 636, 652.
Arten, Entstehung s. Deszendenztheorie.
Arterien 478, 479; mechanische Bedeutung 501; Erscheinungen 504; Kontraktilität 516; direkte Reaktionen 521; Innervation s. Gefäßnerven.
Arterienblut 476, 528.
Arterienpuls 501, 503, 505; Größe 506.
Arterientöne 509.
Arthrodie s. Kugelgelenk.
Arythmie des Herzens 496, 499.
Asche 83; Gehalt der Organe 85; der Milch und des Säuglings 596.
Asparagin 632, 650.
Asparaginsäure 94, 624.
Asphyxie s. Erstickung.
Aspiratae 211.
Aspiration des Thorax s. Thorax.
Assimilation 83, 631; im neuromuskulären Sinne 173, 242, 338, 345, 419.
Assoziationsbezirke 305.
Assoziationsfasern 284.
Assoziationszeit 316.
Astasie 71.
Astigmasie der Bilder 52, 402.
Astigmatismus des Auges 402.
Asymmetrie, des dioptrischen Apparates 402; der Netzhautmeridiane 440.
Ataxie 339.
Atelektase s. Anektase.

Atembewegungen 542; bei Tieren 548; erste s. Neugeborne; terminale 554; periodische 554; Rythmus und Innervation 550; Regulation 554; Wirkung auf den Blutstrom 508, 509, 548.
Atemnerven 551; regulatorische 554.
Atlas 183.
Atmograph 543.
Atmosphäre s. Luft.
Atmung, Geschichtliches 524; Wesen 525; innere 170, 525, 536, s. auch Muskeln; Mechanik 540, s. auch Atembewegungen; Mengen s. Gaswechsel; der Zellen 120; des Eies und des Embryos 708, s. auch Plazenta; Wirkung auf den Stoffumsatz 652.
Atmungsbedürfnis 551.
Atmungsgeräusche 548.
Atmungsorgane 540, 549.
Atmungszentra 288, 308, 551.
Atrioventrikularklappen 484, 488.
Atrophie 151, 246; s. auch Degeneration.
Atropin, Wirkung auf glatte Muskeln 175, auf Auge und Sehen 387, 393, 396, 436, 450, 456, auf das Herz 491, auf Absonderungen 559, 560, 564, 593, auf den Darm 617.
Atterminal 142.
Audiphon 351.
Aufmerksamkeit 313.
Aufnahmeapparate 326.
Aufrechtsehen 421.
Aufsaugung 618; im Digestionsapparat 620; sonstige 637; Nerveneinfluß 638.
Auge 376; Konstanten 383; optische Kraft 384; facettiertes 379; schematisches 380; reduziertes 384; Blutlauf 428, 453; Entwicklung 722, 723; s. auch Sehen, Akkommodation etc.
Augenabstand 437.
Augenbewegungen, Augenstellungen, Geschichtliches 378; Gesetze 430, 434; Beziehung zum Horopter 441; im Schlaf 310; auf Rindenreizung 302.
Augenbrauen 459.
Augendrehpunkt 430.
Augendruck s. Druck.
Augenleuchten 119, 397.
Augenlider 457.
Augenmaß 450.
Augenmedien s. Humor aqueus, Glaskörper, Krystalllinse.
Augenmuskeln 434.
Augenspiegel 397, 454.
Augenstellungen s. Augenbewegungen.
Augentäuschungen, geometrische 450, 451, 452; sonstige s. Irradiation, Kontrast, flatternde Herzen.
Augentrübungen 427.
Augenwimpern 459.
Aura seminis 686.
Ausgaben des Körpers s. Stoffwechsel.
Auslösung 4, 11, 145, 215.
Austritt, galvanischer 143, 239.
Autodigestion, Autolyse 734.
Automatie 269, 289.
Autotomie 265.
Axialstrom 237.
Axonreflex 324.
Azetessigsäure 88.
Azeton 86, 88.
Azetonurie 326, 637.
Azidalbumin 107, 622.

Bäder 654, 681.
Bänderung, Fontana'sche 230.
Balgdrüsen 642.
Balken 284, 299.
Barbitursäure 96.
Barytsalze, Wirkung 290.
Basilarmembran s. Schnecke.
Basis pedunculi s. Pedunculus.
Baßtaubheit 369.
Bauchpresse 509, 548, 589, 618, 705.
Bauchreden 200, 213.
Bauchspeichel s. Pankreassaft.
Bauchstiel 720.
Bauchsympathikus 325.
Becherzellen 572.
Befruchtung 689, 699, 702; künstliche 685, 699.
Begattung 699; spinales Zentrum 264.
Belegzellen 567.
Bell'scher Lehrsatz 258, 519.
Bell'sches Phänomen 457.
Benzaldehyd, Benzamid 580.
Benzoësäure 89, 580.
Benzol 85, 91.
Benzoylamidoessigsäure s. Hippursäure.
Beobachtung 1.
Bernsteinsäure 88, 578.
Beschleunigung 29.
Beschleunigungsempfindung 340, 360.
Beschleunigungsnerven des Herzens 492.
Beuger und Strecker s. Antagonisten.
Bewegung, tierische 3, 111, 114, 124, 177.
Bewegungsempfindungen 339, 360.
Bewußtsein s. Seelentätigkeiten.
Bezoare 89.
Bienen, Wachsbildung 658; Parthenogenesis 703.
Bier 655.
Biesmilch s. Kolostrum.
Bikuspidalklappe 484.
Bilanzversuche 645, 646.

Bild, Bildpunkt s. Abbildung.
Bildungsdotter 709.
Bilirubin etc. s. Gallenfarbstoffe.
Bindegewebe 603.
Binokulärsehen 436, 444.
Biogenetisches Gesetz 708, 711.
Biuret 96.
Biuretreaktion 105, 625.
Blättermagen 614.
Blase s. Harnblase.
Blasen 546.
Blemmatotrop 432.
Blickfeld 422.
Blinddarm 615, 628.
Blinde, Tastsinn 333.
Blinzeln 457.
Blockierung von Nerven 232.
Blockzellen 498.
Blut 460; fötales 472, 727; Analyse 85, 474; elektrisches Leitvermögen 463; auf Höhen 475; Sauerstoffkapazität 529; Absterben 473; Wirkung auf Glykogen 635; Entstehung, Erneuerung s. Blutbildung.
Blutbewegung 478, 501; Entdeckung 478; Geschwindigkeit 505, 512, 514; Wirkung der Schwere 516; Beziehung zur Temperatur 678; im Muskel 150, 519; im Gehirn 319; im Auge 428, 453; Innervation 490, 516.
Blutbildung 641; embryonale 644, 712, 716.
Blutdruck, im allgemeinen 501; im Herzen 486, 487; in Arterien 501, 504, 508; in Venen 509; in Kapillaren 511; Einfluß auf das Herz 495; Regulation 522.
Blutegelextrakt 472.
Blutentziehung s. Blutung.
Blutersatz s. Transfusion.
Blutfarbstoffe 99; s. auch Hämoglobin.
Blutgase 466, 525, 529.
Blutgefäßdrüsen 599, 642, 643, 644; Entstehung 725, 726.
Blutgefäße s. Arterien, Venen, Kapillaren, Blutbewegung, Gefäßnerven; Entstehung 716, 719, 726; Einfluß auf Blut 471.
Blutgerinnung 461, 462, 471.
Blutkörper, farblose s. Leukozyten; rote 461, 462; Bewegung in den Kapillaren 510; Auswanderung 511; Untergang 643; Erneuerung s. Blutbildung.
Blutkreislauf s. Blutbewegung.
Blutkrystalle 465, 469.
Blutkuchen 461, 462.
Blutmenge 476; Einfluß auf den Blutdruck 503.
Blutplättchen 471.
Blutplasma 461, 462, 471; molekuläre Konzentration, Alkaleszenz 475.
Blutserum 461, 462, 474, 477, 527.
Blutspindeln 471.
Blutstillung s. Blutung.
Blutströme, galvanische 167, 474, 560.
Blutstrom s. Blutbewegung.
Blutumlauf, Dauer 512, 516.
Blutung (Blutentziehung, Blutstillung) 460, 471, 479, 516, 523; menstruale 693, 700; bei der Geburt 706.
Blutverteilung 476, 523.
Bogengänge s. Labyrinth.
Bolometrische Methode 64.
Branntwein 665.
Brechakt, Brechmittel s. Erbrechen.
Brechungsindices 39; Bestimmung für das Auge 381.
Brechungsgesetze 39, 52, 54.
Brechzustand s. Refraktion.
Bremsergometer 676.
Brennlinien, Brennstrecke, Brennfläche 52, 53.
Brennpunkte, Brennweiten 41; einer sphärischen Fläche 42; eines Systems 47, 48; des Auges 384.
Brentano'sche Täuschung 452.
Brenzkatechin 86, 581.
Brenzschleimsäure 580.
Brillen 389; s. auch Zylinderlinsen.
Bronchialmuskeln 550.
Brondgeest'scher Versuch 270.
Bronzed skin 601.
Brot 665, 666.
Brücke s. Varolsbrücke.
Brücke'scher Muskel s. Ziliarmuskel.
Brütung 708.
Brunner'sche Drüsen 571, 572, 624.
Brunst 694.
Brustdrüse s. Milchdrüse, Thymusdrüse.
Brustkasten s. Thorax.
Brustmark s. Rückenmark.
Bruststimme 201.
Brustsympathikus 325.
Büschel, Haidinger'sche 428.
Bulbus s. Aortenbulbus, Auge, Kopfmark.
Burdach'scher Strang s. Rückenmark, Kopfmark.
Butter, Butterfette 90, 595.
Buttersäure 87.
Buttersäuregärung 101, 622.
Butylchloral 581.
Butyrin 90.

(Siehe auch K und Z.)

Camper'scher Winkel 297.
Canalis, neurentericus 714; Schlemmii 455; thyreoglossus 725; Wolffii s. Wolff'scher Körper.
Caput gallinaginis 699.
Centrum ciliospinale, anospinale 274.
Chalazen 690.
Charnier s. Scharnier.
Chemotaxis 115.
Chenocholalsäure 89.
Cheyne-Stokes'sches Phänomen 310, 554.
Chiasma opticum 280, 304, 438, 722.
Chinasäure 580.
Chinin 121, 652, 684.
Chinolin 92, 95.
Chitin, Chitosan 103.
Chlor, Chloride 82, 84, 539.
Chloral 581.
Chlornatrium 84, 652; Transfusion 477.
Chloroform, Wirkung auf Blut 464, auf Muskeln 153, auf die Zentren 271.
Chlorophyll 99.
Chlorwasserstoffsäure 84, 539, 565, 568.
Cholalsäure 89.
Choleinsäure 89.
Cholepyrrin s. Gallenfarbstoffe.
Cholesterin, Cholesterinester, Cholesterinsäure 86, 90, 573.
Choletelin 100.
Cholin 91, 92.
Cholsäure s. Cholalsäure.
Chondroitin, Chondroitinschwefelsäure, Chondroproteide, Chondrosin 109.
Chorda dorsalis 712, 715.
Chorda tympani 286; Beziehung zu Nervenregenerationen 235; Geschmacksfunktion 342; gefäßerweiternde Funk- 518, sekretorische 563.
Chorioidea 399, 400, 406, 453; Entstehung 724.
Chorion 719.
Chromasie, chromatische Abweichung 55, des Auges 401.
Chromatische Substanz, Chromosomen 113, 703.
Chromatophoren s. Pigmentzellen.
Chronophotographie 187, 195.
Chronoskop 75.
Chylus, Chylusgefäße 626, 639.
Chymosin s. Labferment.
Chymus 624.
Circulus Willisii 319.
Clarke'sche Säulen 254, 257.
Coecum s. Blinddarm.
Coitus s. Begattung.
Columella 352.
Corp. cavernosa s. Penis; quadrigemina s. Vierhügel; callosum s. Balken striatum s. Streifenhügel.
Corpus luteum 693, 705.
Corti'sches Organ s. Schnecke.
Cowper'sche Drüsen 696.
Cruor 461.
Crusta phlogistica s. Speckhaut.
Cumulus proligerus 691.

Dämpfung von Schwingungen 31.
Daltonismus s. Farbenblindheit.
Damm, Entstehung 730.
Darm, Entstehung 713, 715, 724, 729; Länge 605; Innervation 572, 616, 618; Aufsaugung 618; Kotbildung 630; Schutz gegen Fremdkörper 617.
Darmatmung 535.
Darmbewegung 614.
Darmdrüsen 571, 572; Entstehung 724.
Darmdrüsenblatt s. Keimblätter.
Darmepithel 619, 627.
Darmfäulnis 625, 629.
Darmfaserplatte 713.
Darmfisteln 558, 624; s. auch Thiry'sche, Vella'sche.
Darmgase 622, 630.
Darmnabel 714.
Darmsaft 570; Wirkung 625.
Darmverdauung 618.
Darmzotten 619, 627.
Darmwand, assimilative Vorgänge 626, 631.
Darwin'sche Theorie s. Deszendenztheorie.
Débit des Herzens s. Schlagvolum.
Decidua vera, reflexa, serotina 704; menstrualis 693, 701.
Deckmembran s. Schnecke.
Defäkation 618.
Defibrinieren 461, 462.
Degeneration, paralytische, der Muskeln 150; der Nerven 233; in Zentralorganen 234, 253; traumatische 233.
Dehnung, Wirkung auf Erregbarkeit 144, 230, 495.
Dehnungskurven 126, 138; direkte Gewinnung 3.
Deiters'scher Fortsatz 256.
Deiters'sche Zellen 359.
Deklamieren 213.
Dekrement der Erregungswelle 136.
Dekrementielle Aktionsströme 162, 238.
Demarkationsstrom 155, 166, 226, 236.
Dendriten s. Neuronen.
Dentition s. Zähne.
Depressor, depressorische Nerven 493, 520.
Descensus testiculorum 731.

Deszendenztheorie 7, 687, 711.
Detonieren 202.
Deutoplasma 689.
Dextrine 103.
Dextrose s. Traubenzucker.
Diabetes 586, 635; insipidus s. Polyurie.
Dialursäure 96.
Diamagnetismus 229.
Diaminosäuren 92.
Diapedesis 511.
Diastasen 110.
Diastole 484, 485; aktive 487, 491.
Diathermansie der Augenmedien 410.
Dichromaten 418.
Dichte des Stromes s. Stromdichte.
Differentialrheotom 158.
Differenzstöne s. Interferenzstöne.
Diffusion 20, 22.
Diffusionskonstante 20, 67, 68.
Dikrotie 507.
Dilatatoren s. Gefäßnerven, Iris.
Dimethylamin 91.
Dioptrie 51.
Dioptrik 39; des Auges 379, Geschichtliches 376.
Dipeptide 105, 107.
Diphthongen 204, 212.
Disaccharide 102, 621.
Discs 127.
Discus proligerus 691.
Disdiaklasten 128.
Dispansivsysteme 49.
Dissimilation 173, 242, 338, 345, 419.
Dissonanz 372.
Dissoziation, elektrolytische 21, 65, 83.
Distanzschätzung 450, 451.
Diureide 96.
Diuretika 587.
Donders'scher Versuch 541, 542, 548.
Doppelbilder 444.
Doppelbrechung 56.
Dotter s. Ei.
Dottergang, Dottersack 713, 720.
Dotterhaut, Bildung 702.
Dotterkrystalle 690.
Drehmomente 181; Zusammensetzung durch Parallelogramm 182, 434.
Drehpunkt des Auges 430.
Drehschwindel s. Schwindel.
Drehspulengalvanometer 71.
Drehung, spezifische 58.
Dromograph, Dromometer 514.
Druck, Wirkung auf Organismen 539, auf Nerven 230, 338; in Röhren 27; osmotischer 20, Bestimmung 20, 21, Regulierung im Tierkörper 583; intraokulärer 454, 456; s. auch Blutdruck, Gehirndruck.
Druckfigur 428.
Druckgefälle 27.
Druckpunkte 337.
Drucksinn 329, 330, 332.
Drüsen 556, 557; Entstehung 724, 725, 726; ohne Ausführungsgang 599; s. auch Brunner'sche, Meibom'sche etc.
Drüsenströme 167, 474, 560.
Ductus, Botalli 524, 726; choledochus 576; endo- und perilymphaticus 358; omphalo-entericus s. Nabel; thoracicus 639, 640, 641; venosus Arantii 726, 727.
Duodenum s. Darm und Brunner'sche Drüsen.
Durst 659.
Dynamograph 187.
Dyslysin 89.
Dyspnoe 551, 553; als zentraler Reiz 271, 290; Wirkung auf glatte Muskeln 176, auf die Iris 396, auf den Stoffwechsel 653.

Eck'sche Fistel 574, 584, 632.
Ei 688, 689, 704; Entdeckung 685; Entstehung 728; Reifung 701; Chemie 690; Atmung 708; als Nahrungsmittel 664; Ausstoßung s. Eilösung.
Ejakulation 698, 700.
Eientwicklung s. Entwicklung.
Eierstock 688, 690, 705; Einflüsse auf den übrigen Organismus 691; Entwicklung 728, 729; Follikelreifung 692.
Eihäute s. Zona, Chorion, Amnion; Zerreißung 705.
Eikern 701.
Eilösung 691, 700; Entdeckung der periodischen 686.
Einnahmen des Körpers s. Stoffwechsel.
Einschachtelungstheorie 707.
Einschlafen s. Schlaf; der Glieder 230, 339, 340.
Einschleichen in den Strom 219.
Eipole 689, 709.
Eischläuche 728.
Eisen 84, 596, 663.
Eiskalorimeter 671.
Eiströme 712.
Eiterung 511.
Eiweißdrüsen 564; beim Geschmacksorgan 344.
Eiweißkörper 104; eigentliche 106; Reaktionen 105; Verdauung und Resorption 622; Assimilation 626; Beziehung zur Fettbildung 657; Bedarfsgröße 662; Gehalt in Nahrungsmitteln 666.
Eiweißverbrauch, Maß 647; im Hungerzustand 648; Abhängigkeit von der

Nahrung 649, 651; Beziehung zu Funktionen 661, zur Muskelarbeit 171, 654.
Ektoderm s. Keimblätter.
Elainsäure s. Oleinsäure.
Elastin 108; Verdauung 625.
Elastizität 30, 31; der Muskeln 126, 139; der Arterien 501.
Elektrizität, stationäre Strömung 58, 63; Induktion 76; Kapazität 80; Arbeit 75; Wirkung auf einzellige Organismen 115, 117, auf Blut 464, auf das Herz 496, 499, auf Muskeln 140, 163, 176, auf Nerven 219, 239, auf das Rückenmark 261, 263, auf das Gehirn 300, 302, auf die Haut 330, auf das Geschmacks- und Geruchsorgan 344, 348, auf das Ohr 363, auf das Auge 429, auf elektrische Fische 249; tödliche Wirkung 500.
Elektrizität, pflanzliche 119.
Elektrizität, tierische 3, 167; Geschichtliches 155; Methodik 155; Quelle 166, 167; am Muskel 155; am Nerven 236; am Gehirn 304; am Auge 407; an elektrischen Fischen 247; an Epithelien, Drüsen, Ei etc. s. Drüsenströme, Eiströme; am Blut 474, 560; an Haaren und Federn 167.
Elektroden, gleichartige 74; unpolarisierbare 70, 75.
Elektrolyse 65.
Elektrolyte, Leitvermögen 65; Kettenbildung 67.
Elektromotorische Kraft 59; Messung 73.
Elektronen 65.
Elektrotonus, am Muskel 140, 163, 240; am Nerven 220, 224, 239; Wirkung auf Leitung 219; Theorie 240.
Elemente, chemische 82.
Elongation 31.
Embryo s. Entwicklung und Fötus.
Emmetropie 387.
Empfängnis s. Konzeption.
Empfängnishügel 702.
Empfindlichkeit der Organe 327.
Empfindung s. Seelentätigkeiten.
Empfindungen, exzentrische 217.
Empfindungskreise, der Haut 333; der Netzhaut 422.
Emulgierung 19, 626.
Endkolben, Endorgane s. Nervenendkolben etc.
Endolymphe 358.
Endosmose s. Osmose.
Energie, Prinzip 6, 8, 10; Erhaltung 11; kinetische 9; potentielle 10; spezifische 217, der Sinnesnerven 337, 344, 369, 416.
Energiequellen 11.
Entartung s. Degeneration.
Entartungsreaktion 142, 143.
Enterokinase 571, 624.
Entfernungsschätzung s. Distanzschätzung.
Entladungshypothese 174.
Entoderm s. Keimblätter.
Entoptische Erscheinungen 427.
Entotische Erscheinungen 375.
Entschlußzeit 315.
Entwicklung, Geschichtliches 707; Vorgänge 708, nach der Geburt 731; zeitliche Verhältnisse 731.
Entzündung 511, 521, 669.
Enzyme 90, 109; s. auch Pepsin, Trypsin etc.
Ependymzellen 256.
Epigenesis 707.
Epiglottis s. Kehlkopf.
Epilepsie 301.
Epinephrin 601.
Epistropheus 184.
Erblichkeit 7.
Erbrechen 613.
Erektion s. Penis.
Erepsin 571, 625.
Erfrieren 683.
Ergograph 148.
Ergometer 676.
Erholung s. Ermüdung.
Erigens 590, 618, 697.
Erinnerung 306.
Erkennungszeit s. Perzeptionszeit.
Ermüdung, allgemeine 309; der Muskeln 147, 173; der Nerven 232; des Ohres 374; des Auges 408, 418.
Ernährung s. Nahrung und Stoffwechsel.
Erregbarkeit, spezifische 146, 232.
Erregung, im allgemeinen 4; elektrische, allgemeines Gesetz 141, 219, 243; polares Gesetz 115, 141, 222, 224, 243.
Erstickung 525, 551, 552, 554.
Erstickungsblut 528, 587.
Essen 607.
Essigsäure 87.
Ester 89.
Euter 596.
Evolutionstheorie 707.
Exkremente s. Kot.
Exkrete 557, 645.
Exkretin 630.
Experiment 1.
Experimentum mirabile 311.
Explosivlaute 211.
Exspiration s. Atembewegungen.
Extinktionskoëffizient 468.
Extrastrom 79.
Extrasystolen 495, 498.
Extremitäten, Entwicklung 721.

Facettenaugen 379.
Facialis, Ursprung 279; Physiologie 286; s. auch Chorda tympani.
Facialislähmung 270, 343.
Faeces s. Kot.
Fäulnis 734; Beziehung zur Totenstarre 151; s. auch Darmfäulnis.
Fall 29.
Fallrheotom 159.
Farbenblindheit 411, 417, 419.
Farbenglanz 449.
Farbenkreisel 413.
Farbenmischung 412, 417, 419; binokuläre 418, 437.
Farbensehen 410; Geschichtliches 377; Theorien 416, 418.
Farbenwechsel der Amphibien 115.
Farbenzerstreuung 54.
Farbstoffe, tierische 99; des Blutes 99, 100, 465, 468.
Faserstoff s. Fibrin.
Faserzellen, kontraktile s. Muskeln, glatte.
Federn s. Gefieder.
Fenster, ovales 351; rundes 357.
Fermente 109; zuckerbildendes der Leber 635; s. auch Enzyme.
Fernpunkt 387.
Fernrohr 424, 425, 449.
Ferse, Ablösung 137, 186.
Fett, Fettgewebe 85, 603, 649, 659; Ansatz, Bildung, Verbrauch 647, 649, 650, 651, 657.
Fette 90; Verdauung 626; Aufsaugung 627; Nährwert 650, 651; Bedarfsgröße 662; Gehalt in Organen 659, in Nahrungsmitteln 666.
Fettgehalt der Organe 658.
Fettsäuren 87.
Fettwachs s. Adipocire.
Fibrillen 127.
Fibrin 107, 461, 472, 473.
Fibrinferment 472, 473.
Fibringeneratoren, Fibrinogen 106, 472.
Fibroin 108.
Fieber 336, 528, 683.
Filtration 558, 640.
Fimbrien 692.
Firnissen 535.
Fische, Blut 462, 465; Kreislauf 480, 481, 522; Atmung 525, 536, 540; Schwimmblase 193; Stimme 203; Hirngewicht 297; Gehör 362; Auge 389; Sehnervenkreuzung 438; Hautströme 561; Eier und Befruchtung 689, 699; elektrische 3, 218, 247.
Fissura sterni 489.
Fisteln 558; Thiry'sche, Vella'sche 571, 615, 616, 624; Eck'sche 574, 584, 632.
Fistelstimme 201, 202.
Fixieren 422, 435.
Flamme, manometrische 37, 507.
Flatternde Herzen 453.
Fleck, blinder 404, 421, 437; gelber 421.
Fledermaus, Flughautvenen 510, 522.
Fleisch 168, 664.
Fleischansatz 649.
Fleischfresser, Gebiß 606; Darmlänge 605; Harn 578.
Fleischmilchsäure 88.
Fleischprismen 127.
Fleischsäure 168.
Fliegen 194, 361.
Flimmerbewegung 116, 549, 692.
Flimmern, paralytisches 151, 235; des Herzens 496, 499.
Flinte, photographische 195.
Flüssigkeitsketten 67, 68.
Flüstern 203, 204, 210.
Flug s. Fliegen.
Flughautvenen 510, 522.
Fluor, Fluoride 84, 539, 603.
Fluoreszenz der Augenmedien 411.
Foetus s. Entwicklung; Blut 727; Pulsfrequenz 500; Lunge 540, 542; s. auch Neugeborene.
Follikel 642; Graaf'sche s. Eierstock.
Foramen, ovale 524, 727; coecum 725.
Formanten 206, 210.
Fortpflanzung 3, 685; der Erregung s. Leitung.
Fossa Rolandi 282.
Fovea, cardiaca 716; centralis s. Netzhaut.
Fremitus pectoralis 201.
Froschstrom 155, 157.
Frost, Frostgefühl 336, 679, 680.
Fruchtbarkeit 688.
Fruchthof 710.
Fruchtzucker 102, 633.
Fühler der Insekten 346.
Fühlsphären 304.
Fundusdrüsen s. Magen.
Funiculus gracilis, cuneatus s. Rückenmark, Kopfmark.
Furchung, Furchungskern 702, 709; Geschichtliches 708.
Furfurol 89, 101, 580.
Fuß des Hirnschenkels s. Pedunculus.
Fußgelenke 186.

Gähnen 551.
Gänsehaut 680.
Gärungen 101; des Harns 579; im Verdauungsapparat 622.

Gärungsmilchsäure 88.
Galaktose 102.
Galle 85, 572; Wirkungen 623, 624, 627, 628, 629, 630; Schicksal 628.
Gallenblase 576.
Gallenfarbstoffe 100, 573, 575.
Gallenfisteln 576, 628, 629, 630.
Gallensäuren 89; s. auch Glykocholsäure etc.; Wirkung auf Blut 464, auf Eiweiß 624.
Gallussäure 579.
Galtonpfeife 366.
Galvanische Erscheinungen s. Elektrizität.
Galvanometer 71.
Galvanotaxis 115.
Galvanotropismus 263, 293.
Gang s. Gehen.
Ganglien s. Spinalganglien und Sympathikus.
Ganglienextrakte 523.
Ganglienleiste 723.
Ganglienreflexe, sympathische 324, 565, 570.
Ganglienzellen 251, 256, 321; des Herzens 497.
Ganglion, ciliare 395; coeliacum 325; Gasseri s. Trigeminus; spirale 279, 359; submaxillare 565.
Gartner'sche Kanäle 728.
Gase, Quantitätsbestimmung 14; kinetische Theorie 12; Volum und Druck 13; Osmose und Absorption 22; lockere Bindung 25; irrespirable, giftige 539.
Gaspumpe 23.
Gasspannung, in Flüssigkeiten 24, 25; im Blute 526, 528; in Geweben 536.
Gassphygnoskop 507.
Gastrula 711.
Gaswechsel s. Atmung; Messung 530; Größen 532; Mechanik 533; Einfluß der Temperatur 653.
Gaumen, Gaumensegel 204, 212, 213; Entwicklung 730.
Gaumenbuchstaben 210.
Gebiß s. Zähne.
Geburt 705.
Gedächtnis 304.
Gefäße s. Blutgefäße, Lymphgefäße.
Gefäßfigur s. Aderfigur.
Gefäßhof s. Area vasculosa.
Gefäßnerven, verengernde 517; erweiternde 518; des Herzens 493; des Gehirns 319; der Lungen 518, 542; der Speicheldrüsen 563; der Muskeln 150, 519.
Gefäßsystem, Entwicklung 716, 726; Gesamtwiderstand 503.
Gefäßzentra 519; spinale 270, 521; im Kopfmark 290.
Gefieder, Elektrizität 167; thermische Bedeutung 669.
Gefrieren bei Insekten 682.
Gefrierpunktserniedrigung 21.
Gefühl 326.
Gegenfarben 418; s. auch Kontrast.
Gehen 187.
Gehirn, Geschichtliches 249; Anatomisches 275; Entwicklung 714, 722; Größen und Gewichte 297; Funktionen 287, 291, 296; Wirkung auf das Rückenmark 268; Kreislauf 318; Temperatur 319; Chemie 85, 317; s. auch Großhirn.
Gehirnbewegung, Gehirndruck 320.
Gehirnganglien s. Streifenhügel etc.
Gehirnnerven, Geschichtliches 250; Ursprung, Kreuzung 275, 278; Funktionen 284; s. auch die einzelnen.
Gehörgang 350.
Gehörknöchelchen 350, 351; Entstehung 729, 730.
Gehörorgan 349; Ermüdung 373; Entwicklung 724, 729, 730.
Geistesarbeit, Einfluß auf Stoffumsatz 654.
Gelatine s. Leim.
Gelbsucht 574.
Gelenke 177.
Gelenkschmiere s. Synovia.
Gemeingefühle 326.
Generatio spontanea s. Urzeugung.
Generationswechsel 709.
Genußmittel 665.
Geräusche 363; Wahrnehmung 367.
Gerbsäure 579.
Geruchsorgan, Geruchssinn 345; Entstehung 724; Rindenbezirke 304; Beziehung zur Atmung 549.
Geschlechter 688; Entstehung 729.
Geschlechtshöcker 730, 731.
Geschlechtsreife s. Pubertät.
Geschlechtsteile s. Eierstock, Hoden etc.; Entwicklung 715, 728, 730, 731.
Geschlechtstrieb 696.
Geschmack, elektrischer 344.
Geschmacksorgan, Geschmackssinn 341; Rindenbezirke 304.
Geschwindigkeit 29; Messung für Blutströmung 514; s. auch Nerven, Muskeln, Blutbewegung.
Gesichtserscheinungen, subjektive 429; entoptische 427.
Gesichtsfeld 421; Wettstreit beider 437.
Gesichtslinie 422, 431, 435.
Gesichtssinn s. Auge.
Gesichtstäuschungen s. Augentäuschungen.
Gesichtswinkel, Camper'scher 297; s. auch Sehwinkel.

Getreidekörner 664.
Gewebe, Gewebssäfte 602, 638; Atmung s. Atmung, innere.
Gewichtsschätzung 330, 340.
Gewürze 660.
Ginglymus 178.
Giraldés'sches Organ 728.
Glanz 449.
Glaskörper 383, 454; Entstehung 723.
Gleichung, persönliche 311.
Gleitbewegung 115.
Gliazellen 256.
Globin 108, 468.
Globuline 106.
Globus pallidus 283.
Glomeruli s. Nieren.
Glossopharyngeus, Ursprung 279; Funktionen 286, gefäßerweiternde 518; Beziehung zum Geschmack 342, zum Schluckakt 610.
Glottis s. Kehlkopf.
Glutaminsäure 94, 624.
Glutarsäure 88.
Glutin s. Leim.
Glykoalbumose 107.
Glykocholsäure 93, 572.
Glykogen 103, 168, 170, 172, 633.
Glykogenbildner 633.
Glykokoll 93, 108, 580, 582.
Glykolsäure 88, 93.
Glykolursäure 96.
Glykoproteide 109.
Glykosamin 102, 103, 104, 109.
Glykose s. Traubenzucker.
Glykoside 103.
Glykosurie s. Diabetes; alimentäre 634.
Glykuronsäure 102, 581.
Glyoxylsäure 97, 105.
Glyzeride 90; s. auch Fette.
Glyzerin 86, 633.
Glyzerinphosphorsäure 90, 92.
Glyzin s. Glykokoll.
Gmelin'sche Probe 100.
Golgi'sche Methode 252.
Golgi'sche Zellen 257.
Goll'sche Stränge s. Rückenmark.
Granulosazellen 691, 728.
Graphik 2; s. auch Photographie, Kymographie, Myograph etc.
Großhirn, Anatomisches und Quantitatives 282, 296; Entwicklung 722; Physiologie 296.
Grubengas 85, 530, 539, 621.
Grundfarben s. Farbensehen.
Gruppenbildung, beim Herzschlage 499; bei der Atmung 310, 554.
Guanidin 98.
Guanin 98, 578.
Guanogallensäure 89.
Guanylsäure 108.
Gummi, Verdauung 621; tierisches 103.
Gymnotus 247.
Gyrus sigmoideus 300.

Haarbalgmuskeln s. Arrectores pili.
Haare 593; Elektrizität 167; als Tastorgane 329, 338; thermische Bedeutung 669; s. auch Augenwimpern, Vibrissae.
Haarzellen 359.
Hämatin 99, 468; reduziertes 469; eisenfreies s. Hämatoporphyrin.
Hämatoidin 100, 469.
Hämatokrit 475.
Hämatokrystallin s. Hämoglobin.
Hämatoporphyrin 100, 469.
Hämin 99, 469.
Hämochromogen 469.
Hämodynamik 26, 28, 501, 503.
Hämoglobin 108, 465; Verhalten zu Gasen 466, 526; Spektrum 467; als Muskelfarbstoff 168; Erhaltung beim Hungern 649; Vermehrung auf Höhen 475; Beziehung zur Gallenbildung 575; Entstehung im Körper 632; thermisches Verhalten 679.
Hämometer 475.
Hämopyrrol 100.
Hämosiderin 469.
Haftbänder 179.
Hagelschnüre, Hahnentritt 690.
Haidinger'sche Büschel 428.
Halbieren einer Linie 451.
Halbvokale 210.
Halluzinationen 309, 429.
Halsmark s. Rückenmark.
Halssympathikus 325; konstriktorische Fasern 517, dilatierende 518; Beziehungen zur Atmung 555, zu Sekretionen 563, 592, zur Iris 393, zu anderen Augenteilen 457, 458.
Hammer s. Gehörknöchelchen.
Harmonie 373.
Harn 85, 577, 590; Absonderung 582. 584; Temperatur 668.
Harnblase 587; Entwicklung 719, 730; Zentra und Innervation 274, 589.
Harndrang, Harnentleerung 588, 589.
Harnfarbstoffe 99, 582.
Harngärung 579.
Harnkanälchen s. Niere.
Harnleiter 587.
Harnröhre 588; Entstehung 730.
Harnsack s. Allantois.
Harnsäure 96, 97, 582, 584; Schicksal

eingeführter 580.
Harnstoff 95, 96; als Maß des Stoffwechsels 647; Entstehung, Ausscheidung 582, 583.
Haube (Magen) 614.
Haubenregion 278.
Hauchen 529, 550.
Hauptbrennpunkte und -Weiten s. Brennpunkte.
Hauptdotter 689, 709.
Hauptebenen, Hauptpunkte 44; eines Systems 47; des Auges 384.
Hauptstrahlen 49, 385.
Hauptzellen 567.
Haushalt, tierischer 646; thermischer 675, 677.
Haut, Temperatur 668, 681; Wärmeausgabe 677.
Hautabsonderungen 591.
Hautatmung, Hautverdunstung 635, 645, 677.
Hautdrüsen 591, 593; der Amphibien 593.
Hautempfindungen 327, 328, 335, 337.
Hautfarbenwechsel 115.
Hautfaserplatten 713.
Hautkrystalle, irisierende 98.
Hautmuskeln, glatte 392, 680.
Hautnabel 714.
Hautreize, Einfluß auf Stoffumsatz 654.
Hautresorption 637.
Hautströme 157, 162, 167, 560.
Hauttalg 593.
Hauy'scher Stab 71.
Hefegärung 101.
Heizung 681.
Helligkeit 408.
Hemiopie 438.
Hemipepton 625.
Hemiplegie 299.
Hemmungsbänder 179.
Hemmungsnerven, für gewöhnliche Muskeln 145, 147; für das Herz 490; für die Atmung 555; für Magen und Darm 613, 616; für Sekretionen 560, 570; für Spinalreflexe 273.
Herbivoren s. Pflanzenfresser.
Hermaphroditismus 689.
Herz 481; vergleichend Anatomisches 481; Entwicklung 717, 736; Beobachtung 483, 494; Muskulatur 174, 495; Erregungsleitung 496; Ursprung der Pulsationen 497; Innervation s. Herznerven; Mechanik 484, 485; Tonus 499; Schlagvolum 513; Kraft 485; Saugkraft, Blutdruck 486, 487; Ernährung 493; galvanisches Verhalten 157, 496; sekundäre Zuckungen 163.
Herzbeutel s. Perikard und Liquor pericardii.
Herzen, akzessorische 510, 520; flatternde 453.
Herzganglien 497.
Herzgifte 491, 496; konsekutive Krämpfe 552.
Herzklappen 484.
Herznerven 490, 732.
Herzohr 485.
Herzstoß s. Spitzenstoß.
Herztöne 488.
Herztonus 499.
Herzwühlen s. Arythmie.
Heteroalbumose 107.
Hexenmilch 594.
Hexonbasen 104.
Hexosen 101.
Highmorshöhle 184, 347.
Himmel, scheinbare Gestalt 451.
Hineinschleichen s. Einschleichen.
Hinterhirn 291; Entwicklung 722.
Hippursäure 93, 580, 581, 582.
Hirn s. auch Gehirn.
Hirnanhang s. Hypophysis.
Hirnarterien, Verschluß 552; Innervation 319.
Hirnblasen 722.
Hirnnerven s. Gehirnnerven.
Hirnschenkel s. Pedunculus.
Histidin 95.
Histone 104, 106.
Hitze s. Wärme.
Hitzegefühl 336.
Hoden 688, 694; Entwicklung 728; Descensus 731; Fernwirkung 697.
Hodensack, Entstehung 731.
Höhenklima 475.
Höhlenflüssigkeiten 602, 638.
Hören s. Gehörorgan; diotisches 375; subjektives 374; elektrisches 363.
Hörhaare 358.
Hörrohr 351.
Hörschärfe 364.
Hörzellen 358.
Hörzentra 304.
Hofacker-Sadler'sches Gesetz 729.
Homogentisinsäure 578.
Homoiothermie 667.
Homozentrizitätsgesetz 42, 52.
Homozerebrin 104.
Hornabstoßung 646.
Hornblatt 714.
Horner'scher Muskel 458.
Hornhaut, optisches Verhalten 379—383, 402; Ausschaltung 389; Chemie und Umsatz 455, 603; Nervenendigungen 338.

Hornstoff s. Keratin.
Horopter 440.
Horripilation 680.
Hubhöhe 138.
Hüftgelenk 179, 185.
Hülle, seröse 718.
Humor aqueus 383; Chemie 602; Erneuerung 454.
Hungergefühl 659, 681.
Hungerzustand 617, 648; Glykogenschwund 633.
Husten 549, 556.
Hydantoin, Hydantoinsäure 96.
Hydatide 728.
Hydrobilirubin 100, 469.
Hydrochinon 580, 581.
Hydrolytische Spaltungen s. Spaltungen, Enzyme.
Hydrozeleflüssigkeit 473.
Hymen 700.
Hyocholalsäure 89.
Hyperästhesie 260, 274.
Hypermetropie 389.
Hypnotismus 229, 311.
Hypogastricus (Plexus und Nerv) 590, 618, 697.
Hypoglossus, Ursprung 278; Physiologie 235, 284, 607; Verheilung mit anderen Nerven 610.
Hypophysis 523, 601.
Hypoxanthin 97, 98, 624.

Ichthulin 109.
Identische Punkte s. Netzhaut.
Idiomuskuläre Kontraktion s. Wulstbildung.
Jekorin 104.
Ikterus 574.
Iliozökalklappe s. Valvula coli.
Immunität, elektrische 249.
Imprägnationspfropf 702.
Inanition s. Hungerzustand und Erfrieren.
Indifferenzpunkt 221; hydrostatischer 516.
Indigofarbstoffe 100.
Indikan 578.
Indikatordiagramme 3.
Indol 92, 100.
Indolschwefelsäure 577.
Induktion, Induktionsströme 76; erregende Wirkungen 141, 142, 219, 224, 227, unipolare 228.
Injektionen, subkutane 637.
Inkrement, polarisatorisches 245.
Innervation, kollaterale 235; gekreuzte 182, 590.
Inosinsäure 109.
Inosit 102, 633.
Insekten, Leuchtorgane 118; Töne 203; Augen 379; Riechorgane 347; Blutbewegung 483; Harn 578; Temperatur 669, 682; Fortpflanzung 689, 709; s. auch Bienen.
Insektenfressende Pflanzen 625.
Insel, Reil'sche 283, 305.
Inspiration s. Atembewegungen.
Instrumente, optische 424.
Intensität des Schalles 30, 33; Wahrnehmung und Reizschwelle 363.
Interferenz, optische 57; von Nervenerregungen 232.
Interferenztöne 368, 371.
Interkostalmuskeln 544.
Intermedius Wrisbergii 279.
Intermittenztöne 366, 368, 371.
Intervall, optisches 47.
Intervallempfindlichkeit 366.
Invertasen 110.
Invertierung 102.
Involution 692, 733.
Inzidenz, schiefe 52, 402.
Jod 82.
Jodothyrin 600.
Ionen 65; Beweglichkeit 66; Geschmacksbeziehung 344; rythmisierende 494.
Iris und Pupille 393; direkte Lichtwirkung 144; Verhalten im Schlaf 310, 396, bei der Akkommodation 390; binokuläre Beziehung 436; Zentra 274, 394; Entstehung 724.
Irisieren der Haut 98.
Irradiation 309; taktile 334; optische 426.
Irreziproke Leitung, in Muskeln 136; im Herzen 498; beim Reflexvorgang 268.
Isocholesterin 86.
Isometrische, isotonische Kontraktion 129, 131.
Isosmotische (isotonische) Lösungen 22.
Isotherme Prozesse 15, 16.

Kachexia strumipriva 599.
Kadaverin 91.
Kälte, Grenzen für Organismen 682; allgemeine Wirkungen 679, 680; Wirkung auf Zellen 117, auf Muskeln 132, 135, 143, 158; reflektorische auf dieselben 679; auf Nerven 219, 229, 240; auf Herz und Gefässe 494, 521; auf den Darm 617; auf Stoffumsatz und Wärmebildung 653, 679.
Kältegefühl, Kältepunkte s. Temperatursinn.
Kältestillstand 117, 495.

Käse 595, 662, 664; s. auch Kasein.
Kalabargift s. Physostigmin.
Kalium, Kaliumsalze 84; Wirkung auf Muskeln 144, auf den Darm 617.
Kalomel 630.
Kalorie 12.
Kalorimetrie 670.
Kaltblüter 667; Temperatur 669, Regulation 681; Sauerstoffbedürfnis 320, 537; Gaswechsel 653, 654; Stensonscher Versuch 150; experimentelle Verwendung 1; s. auch Amphibien, Fische etc.
Kaltfrösche 320.
Kalzium, Kalziumsalze 84; in Knochen 602; als Nährstoff 652; Beziehung zur Blutgerinnung 472, 473, zur Herztätigkeit 494.
Kampfer 581.
Kanäle, halbzirkelförmige s. Labyrinth.
Kapazität, elektrische 80, des Körpers 165; des Herzens 513; der Lungen 546, 547.
Kapillarelektrometer 72, 159.
Kapillaren, Kapillarkreislauf 480, 510, 514; Entdeckung 478; Kontraktilität und Innervation 519; entoptische Sichtbarkeit 428.
Kapillarröhren, Strömung 26.
Kaprin-, Kapron-, Kaprylsäure 87, 90.
Karbamid s. Harnstoff.
Karbaminsäure 95, 582.
Karbolsäure s. Phenol.
Karbonate 85; des Blutes 527.
Karboxyl 86, 87.
Kardia s. Magen.
Kardinalpunkte 48; Geschichtliches 376; des Auges 383, 391.
Kardiographie, innere 487; äußere 489.
Kardiopneumatische Bewegung 546.
Karniferrin 168.
Karnin 98.
Kartoffeln 665.
Karunkeln 721.
Karyokinese s. Kernteilung.
Kasein 109, 623.
Kastraten 697; Stimme 202; weibliche 692.
Kataleptische Starre 152.
Katalyse 473.
Katelektrotonus s. Elektrotonus.
Kation s. Ionen.
Kaulosterin 86.
Kaumagen 614.
Kehlkopf 195; Innervation 147, 151, 199; Rückwirkung auf Atmung 555; Verhalten beim Schlucken 608; respiratorische Glottisänderung 550; als Schutzorgan für die Lunge 549; Geschmacksfunktion 342; passive Verschiebungen, beim Atmen 545, beim Schlucken 608, beim Singen 200, bei Vokalbildung 203; unterer der Vögel 203.
Kehlkopfspiegel 198.
Keilstrang s. Rückenmark.
Keimbläschen, Keimfleck s. Ei.
Keimblätter, Keimblase 708, 710.
Keimdrüsen s. Eierstock, Hoden.
Keimepithel 728.
Keimscheibe 690.
Keimzentrum 642.
Kephalopoden, Farbenwechsel 115; Augen 379.
Kerasin 104.
Keratin 108, 626.
Keratoskop, Placido'sches 402.
Kern s. Zellkern.
Kerne der Hirnnerven s. Gehirnnerven.
Kernleiter 240, 244.
Kernteilung 122, 703.
Ketone 86.
Ketosen 101.
Kieferbildung 729, 730.
Kiefergelenk 606.
Kiemen 540.
Kiemenbögen, Kiemenspalten 721, 726.
Kieselsäure, Kieselsäureester 85, 90.
Kinder, Nahrungsbedarf 663; s. auch Neugeborene.
Kindspech s. Mekonium.
Kinematograph 188.
Kinesodie 262.
Kinetoskop 414.
Kirchhoff'sche Sätze 61.
Klänge 36; Analyse 37.
Klangfarbe, Wahrnehmung 367, 370; Phaseneinfluß 370.
Klangkurven, Gewinnung 37; Analyse 38.
Kleber 664.
Kleidung 681.
Kleinhirn 281, 292, 295; Entstehung 722.
Kleinhirnseitenstrangbahnen 254, 277, 284.
Klettervesuch, Goltz'scher 292.
Klitoris, Entstehung 730.
Kloake 716, 719, 730.
Klopfversuch, Goltz'scher 492.
Klupein 108.
Kniegelenk 179, 180, 185.
Knichöcker 281.
Kniephänomen s. Sehnenphänomen.
Knochen, Chemie 85, 602; Empfindlichkeit 327.
Knochenleitung 349.
Knochenmark 642.

Knochenverbindungen 177.
Knorpel, Chemie 85, 603.
Knorpelleim s. Chondrin.
Knospung 688.
Knotenpunkte, stehender Wellen 33, 34; optische s. Kardinalpunkte.
Koagulation, der Eiweißkörper 104, 110; des Blutes s. Blutgerinnung.
Kochsalz s. Chlornatrium.
Körnerströmung 115.
Körper, gelber s. Corpus luteum.
Kohlehydrate 101; Verdaung und Resorption 621; Beziehung zur Leber 632; als Nährstoffe 650, 651; quantitativer Bedarf 662; Gehalt in Nahrungsmitteln 666; Beziehung zur Fettbildung 658.
Kohlenoxyd, Kohlenoxydhämoglobin 466, 539, 653.
Kohlensäure 85, 95; im Blute 526, 529; Entstehung 538; Ausscheidung 525, 534, 537; Mengen 532; Wirkungen 336, 539, 553; als Maß des Stoffwechsels 647; s. auch Karbonate.
Kohlenwasserstoffe 85.
Kollagen 108; Verdauung etc. s. Leim.
Kollapsluft 547, 548.
Kollateralen, nervöse 257.
Kollateralinnervation 235.
Kollateralkreislauf 523.
Kollektivsysteme 49.
Kolloidsubstanzen 19, 22.
Kolostrum, Kolostrumkörper 594, 596, 597.
Kolumella 352.
Koma 311.
Kombinationstöne s. Interferenztöne.
Kommissuren, des Rückenmarks 256; des Gehirns 284; der Optici 280.
Kompensatorische Pause 498.
Komplementärfarben s. Farbensehen.
Komplementärluft 546.
Kondensator 80, 228.
Kongestion 318.
Konjugation 703.
Konjugierte Punkte, Weiten, Ebenen 41, 42, 43.
Konkavlinsen 51.
Konkavspiegel 46.
Konsonanten 209.
Konsonanz 372.
Kontraktion s. Muskeln; idiomuskuläre s. Wulstbildung.
Kontraktur 132; des Herzens 496.
Kontrast, optischer 414, 415, 453; Theorien 416; gustativer 345.
Konvexlinsen 51.
Konvexspiegel 46.
Konzentration 19, 20.
Konzentrationsketten 67.
Konzeption 700.
Koordination 272, 273, 291, 308.
Kopfgelenke 183.
Kopfmark, Anatomisches 275; Physiologie 287; Entstehung 722.
Kopfstimme s. Fistelstimme.
Kopfsympathikus 324.
Koprosterin 630.
Kornea s. Hornhaut.
Koronargefässe 487, 493, 494.
Korrespondenz der Augen, motorische 435; sensuelle 437.
Kostaltypus der Atmung 544.
Kostmaß 662.
Kot 630; Entleerung 618; Menge 664.
Kotyledonen 721.
Krämpfe s. Erstickung, Verblutung, Epilepsie.
Kraft 8; mathematischer Ausdruck 29; lebendige 9; optische 51; absolute des Muskels s. Muskeln; elektromotorische 59, Messung 73; s. auch Energie.
Kraftlinien 76.
Krampfzentrum 289.
Kraniotympanale Leitung 350.
Kranzgefäße s. Koronargefässe.
Kreatin, Kreatinin 98, 99.
Krebse, Scheerenmuskeln 147; Otolithenwechsel 360; Gehör 362.
Kreislauf s. Blutbewegung.
Kreisprozeß 17; umkehrbarer 19.
Kresol 581.
Kretinismus 298, 599.
Kreuzung, zentrale 299; im Rückenmark 254, 256, 260; im Gehirn 277, 284; äußere, der Trochleares 280, der Optici s. Chiasma.
Kreuzungspunkt der Sehstrahlen 385.
Kropf der Schilddrüse 599.
Kropf der Vögel 614.
Krotonsäure 87.
Krustazeen, Gehör 362; s. auch Krebse.
Krystalllinse, Schichtung 380, Nutzen derselben 402; Krümmungen 383, 391; Kardinalpunkte 383; Verhalten bei der Akkommodation 390; Umsatz 456; Entstehung 723.
Krystalloidsubstanzen 19.
Ktenophoren 116, 361.
Kugelgelenk 178; Drehmomente 182.
Kurare, Unwirksamkeit vom Magen aus 591; Wirkung auf Muskeln 140, auf das Herz 491, auf Lymphbildung 640; Diabetes 636, 637; Blutfarbe bei Fröschen 537.
Kurzsichtigkeit 389.

Kussmaul-Tenner'scher Versuch 290, 552.
Kutikularsubstanz 581, 621.
Kymographion 2, 506.
Kynurensäure, Kynurin 95, 581.

Labdrüsen s. Fundusdrüsen.
Labferment 110, 565, 623.
Labialbuchstaben s. Lippenbuchstaben.
Labialpfeifen s. Lippenpfeifen.
Labmagen 614.
Labyrinth, der Nase 345; des Ohres, Anatomisches 357, Entstehung 724, Physiologie 359.
Lachen 551.
Lackfarbenes Blut 464.
Längenschätzung 451.
Lävulose 102.
Laktalbumin 106.
Laktase 103.
Laktose s. Milchzucker.
Larven 709.
Laryngei s. Vagus.
Laryngoskop s. Kehlkopfspiegel.
Larynx s. Kehlkopf.
Latenzstadium, des Muskel 129, 132, 160, 163; des Herzvagus 491.
Laufen 190, 191.
Laurinsäure 87.
Lawinenartiges Anschwellen der Erregung 232.
Leben 1; Erscheinungen 3; Erklärungsmöglichkeit 5, 6.
Lebensalter 733.
Lebenskraft 5.
Lebensrad 414.
Leber, Bau 573; Entstehung 725; Gallenbildung 573; assimilatorische und entgiftende Wirkungen 631, 632; Glykogenie 632; Bildung von Harnbestandteilen 583; Beziehungen zur Blutgerinnung 473, zur Wärmebildung 668, 674, zur Blutbildung 644.
Legumin, Leguminosenfrüchte 665.
Leibeshöhle s. Pleuroperitonealhöhle.
Leichenstarre s. Totenstarre.
Leichenwachs s. Adipocire.
Leim 108, 633; Verdauung 625; Nährwert 650.
Leitung der Erregung s. Nerven, Muskeln, Herz; doppelsinnige 217; irreziproke s. Irreziprok; Beziehung zur Reizung 242.
Leitungsvermögen s. Leitungswiderstand, Wärmeleitung.
Leitungswiderstand 59; Messung 62; Abhängigkeiten 64; spezifischer 64, 65, 66; der Elektrolyte 65; des Blutes 463; der Muskeln 163; der Nerven 239; des Gesamtkörpers 165.
Lendenmark s. Rückenmark.
Leuchten, tierisches 3, 118; s. auch Augenleuchten.
Leukämie 645.
Leukozyten, des Blutes 470; der Lymphe 639; Herkunft 640; Untergang 644; Bewegungen 114; Auswanderung 511; Beziehungen zur Blutgerinnung 473, zur Resorption und Assimilation 626, 627.
Leuzin 93, 104, 582, 624.
Leuzinimid 94.
Leuzinsäuren 88.
Levator ani 618.
Lezithin 92, 104.
Licht, Reflexion und Brechung 39; Dispersion 54; Polarisation 55; Wirkung auf Protozoen 115, auf den Stoffumsatz 654, auf Muskeln 144, 395, auf Hautfarben 115, auf das Auge s. Netzhaut; intermittierendes 409; Erzeugung s. Leuchten.
Lichtschattenfigur 428.
Lichtsinn s. Sehen.
Lidreflex, Lidschlag 457, 458.
Lieberkühn'sche Drüsen 572.
Liköre 665.
Lingualis 235, 342, 563.
Linkshänder 305.
Linse s. Krystalllinse.
Linsen 50, 424; schiefe Inzidenz 52, 402.
Linsenkern 283, 299.
Lipasen 110.
Lippenbuchstaben 209.
Lippenpfeifen 34.
Liquor, pericardii, peritonei 473, 602; cerebrospinalis 321, 602; sanguinis, lymphae s. Blut, Lymphe; amnii 705, 718.
Listing'sches Gesetz 431.
Lithofellinsäure 89.
Lobi optici s. Sehhügel.
Lochien 707.
Lochkamera 379.
Lösungen 19.
Lokalisation, psychologische 299, 306; sinnliche s. Ortssinn.
Lokomotion s. Gehen, Fliegen etc.: Zentra 292, 293.
Loupe s. Lupe.
Luft, Bestandteile 525; in Wasser 525.
Luftdruck auf Gelenke 179.
Luftdruckübertragung 2.
Lufteintritt in Venen 509.
Luftröhre, Luftwege 545, 549; s. auch Tracheen.

Lungen 540; nach der Geburt 542; Mechanik 541; thermisches Verhalten 678; Entwicklung 735; s. auch Bronchialmuskeln.
Lungenatmung 529, 533, 546.
Lungenentzündung s. Pneumonie.
Lungenkatheter 534.
Lungenkreislauf 480, 483; Entdeckung 478; Entwicklung 726; Druck 502, 505; Einfluss der Atembewegungen 508; Innervation 518, 542.
Lupe 424; Achromasie 55.
Luxuskonsumption 656.
Lymphbildung 235. 639, 640.
Lymphdrüsen 642.
Lymphe 638; Gasspannung 536.
Lymphgefässe, Lymphherzen 619, 638 bis 641; Entdeckung 604.
Lymphkörper s. Leukozyten.
Lysin 95.

Macula s. Fleck.
Mästung s. Fettansatz.
Magen, Entstehung 734; Mechanik 611; Verdauungsvorgänge 604, 621, 622, 627; Selbstverdauung 629; Aufsaugung 618; Ausschaltung 629; Hungergefühl 659; antiseptische Wirkungen 629; Anhangsapparate 614.
Magenabsonderung, Magensaft, Magendrüsen, Magenfisteln 558, 565, 604, 622.
Magenwand, assimilative Vorgänge 626.
Magnesium 84.
Magnetismus, Magnetinduktion 76; physiologische Wirkungslosigkeit 229.
Malapterurus 218, 245.
Malonsäure 88.
Maltose 103, 621.
Mandeln s. Tonsillen.
Manègebewegung s. Zwangsbewegungen.
Mannit 633.
Manometrische Flamme s. Flamme.
Margarinsäure, Margarin 87, 90.
Mark, verlängertes s. Kopfmark.
Marsupialien, thermisches Verhalten 668, 681; Entwicklung 721.
Maschinen 10.
Mastdarm 618; Temperatur 668.
Maximumthermometer 668.
Maxwell'sche Scheiben 413.
Medulla oblongata s. Kopfmark.
Medullarplatte, Medullarrohr 714, 722.
Meibom'sche Drüsen 458, 593.
Mekonium 630.
Melanine 100.
Melissinsäure 87.
Membrana, basilaris s. Schnecke; granulosa s. Granulosazellen.
Menstruation 692, 700, 705.
Menthol 336.
Meridiane s. Netzhautmeridiane.
Meridianhoropter s. Horopter.
Merkaptane 86.
Merkaptursäure 581.
Mesenchymkeim 711. 712.
Mesenterium, Entstehung 715.
Mesoderm s. Keimblätter.
Mesoxalsäure 88, 96.
Metallglanz 449.
Metamorphose, der Insekten 709; progressive, regressive 83; schleimige 564, 572.
Methämoglobin 469.
Methan s. Grubengas.
Methylamin 91.
Methylguanidin 98.
Methylhydantoinsäure 582.
Methylmerkaptan 86, 580.
Methylpyrrol 100.
Methylxanthin 98.
Mett'sche Probe 623.
Migränestift 336.
Mikrophon 214.
Mikropsie 450.
Mikropyle 689, 702.
Mikroskop 424.
Mikrozephalie 298.
Milch 85, 594, 664; Verdauung 623.
Milchdrüse 596, 691. 707.
Milchsäuregärung 101, 622.
Milchsäuren 58, 88.
Milchzucker 103, 594, 597, 621.
Millon'sche Reaktion 105.
Milz 643; Entstehung 726; Venenblut 471.
Minimalluft 547, 548.
Mischfarben s. Farbenmischung.
Mitbewegung. Mitempfindung 309; s. auch Irradiation.
Mitose s. Kernteilung.
Mitralklappe 484.
Mittelhirn 291; Entstehung 722.
Mittelohr 355.
Mittelplatten 715.
Mittelscheibe 127.
Mol 14.
Molekularbewegung 115.
Molken 595.
Monochromaten 418.
Monotremen, thermisches Verhalten 668, 681; Entwicklung 721.
Morbus Addisonii 601.
Mouches volantes 427.
Müller'scher Gang 728, 730.
Mukoide 109.

Multiparität 694, 729.
Multiplikator 71.
Mumifikation 734.
Mund, Entstehung 716, 729; Mechanik 605, s. auch Schlucken, Sprache; Sekrete 561, 621; Temperatur 668.
Mundpfeifen 202.
Mundtöne der Vokale s. Formanten.
Murexid 97.
Muskarin 491.
Muskelanstrengung, Wirkung auf die Pulsfrequenz 500, 501, auf die Herzarbeit 514, auf die Atemfrequenz 554, auf den Stoffumsatz 170, 654, 661, auf die Temperatur 670, auf die Pupille 396.
Muskelgefühl 148, 339.
Muskelgeräusch 134.
Muskelmagen 614.
Muskeln, Geschichtliches 124; Entstehung 711, 712, 715; quer- und schräggestreifte 125, 127; glatte 125, 174; pleiomere 157; rote und weiße 131, 146, 152; Chemie 85, 168, 633; Plasma, Serum 169; Stoffverbrauch 170, 654; Glykogenbildung 634; Atmung 150, 169, 170; Gefäßinnervation 150, 519; Sensibilität 148; Irritabilität 124, 140, 145; Reize 140, 144, 145; Kontraktion 128, 133, 173; Fortpflanzung derselben 135, 174; Betrag derselben 138; Kraft 130, 136, 175; Arbeit und Nutzeffekt 139, 153; Stärkung durch Uebung 151; Theorie 173; Wirkung am Skelett 180; elastische Eigenschaften 126, 139, optische 127, 128; thermische Wirkungen 153, 675; thermoregulatorische Wirkung 653, 679; galvanische Erscheinungen 155, 240; Leitungswiderstand 163; galvanisches Wogen und Inhaltsaustritt 143; Rieselphänomen 136; Degeneration 150; Absterben 149, s. auch Totenstarre.
Muskelplasma, Muskelserum 169.
Muskelstrom 155, 158; negative Schwankung 158, 161, s. auch Aktionsströme.
Muskelton 134.
Muskeltonus 270.
Mutterkuchen s. Plazenta.
Muzin 109, 625; Bildung 564, 572.
Mydriatika 396.
Myogen 106.
Myogene Herztheorie 497.
Myogenfibrin 107.
Myographion 129.
Myopie 388.
Myosin 106, 169.
Myosinfibrin 107.
Myosinogen 106.
Myotika 396.
Myotonometer 126.
Myristinsäure, Myristin 87, 90.
Myxödem 599.

Nabel, Nabelblase, Nabelgang, Nabelgefäße 706, 714, 718, 719, 720; Verschluß 524, 727.
Nabelstrang 720.
Nachbilder 409, 414; negative 414; farbige der Sonne 415, 417; Geschichtliches 378.
Nachempfindung 330.
Nachgeburt 706.
Nachgeruch, Nachgeschmack 345, 349.
Nachhirn 722.
Nachschwankung, positive 238.
Nachstrom, elektrotonischer, des Muskels 164, 165; des Nerven 239.
Nachtönen 373.
Nachwehen 707.
Nachwirkung, elastische 126.
Nadeln, verschluckte 717.
Näseln 200, 204.
Nahepunkt 387.
Nahrung, Nahrungsstoffe, Nahrungsmittel 646, 660, 664; Zusammensetzung 664, 666; Verbrennungswärme 674; Einteilung 661; Bedarfsgröße 662; Einfluß auf den Stoffumsatz 648.
Nahrungsdotter 709.
Naphthalin 581.
Nase, Entwicklung 724, 729, 730; Atmungsfunktion 529, 550, 555; Geruchsfunktion 345.
Natrium 84.
Nausea 563; s. auch Erbrechen.
Nebendotter 689, 690.
Nebeneierstock, Nebenhoden 728; s. auch Hoden.
Nebenhöhlen der Nase 184, 347.
Nebennieren 600; Entstehung 726.
Nebennierenextrakt 175, 522, 601.
Nebenoliven 281.
Nebenorgane des Sympathikus 523, 601.
Nebenschilddrüsen 599.
Nebenschließung 61.
Neigungsstrom 156.
Neovitalismus 6.
Nephrostomen 727.
Nephrotomie 583.
Nerven, Geschichtliches 215, 250; Entstehung 722; Chemie 241; allgemeine Physiologie 215, spezielle 247, 258, 284, 324; Leitung 216; Theorie derselben 243; Reize 219, 229, 230, 231;

Erregung sensibler 223, 230, 231; Elektrotonus, irritativer 220, 224; galvanischer 239; galvanische Erscheinungen 236, thermische 236; Ermüdung 232; Absterben 233; Degeneration 233; Regeneration 234; spezifische Energie s. Energie; Sauerstoffbedürfnis 233; Theorie 242; Gattungen 245; sensible der Muskeln 149; trophische 245, 564; vasomotorische s. Gefäßnerven; sekretorische 539, 563, 564; regulatorische s. Hemmungs-, Beschleunigungsnerven; pressorische, depressorische 520; pilomotorische 680; resorptive 638; thermische 679; Einfluß auf Stoffumsatz 656.

Nervenendknäuel, Nervenendkolben 338.

Nervenendplatte 145, 174, 249; Latenzzeit 131; Ermüdung 147; im elektrischen Organ 247.

Nervenstrom 236; negative Schwankung 237, s. auch Aktionsströme.

Nervensystem 4, 215, 249; sympathisches 321; Entwicklung 714, 722; s. auch Nerven, Rückenmark, Gehirn; Einfluß auf die Totenstarre 152.

Nervenzellen 251, 256, 321; funktionelle Bedeutung am Herzen 497.

Nervenzentra, allgemeine Anordnung 308; s. auch Rückenmark, Gehirn.

Nervus, abducens s. Abducens, etc.

Netzhaut, Geschichtlich. 377, Anatomisches 403; Entwicklung 724; spezielle Funktionen der Stäbchen und Zapfen 399, 420, 422; Erregung durch Licht 404; Veränderungen durch Licht 405; Farbe 405; Beobachtung 398; mechanische Reizung 428; Gefäßversorgung 453; Blutlauf 428; Korrespondenz 437, 439, 446.

Netzhautbilder 385.

Netzhautmeridiane 431, 440.

Netzhautpurpur 101, 405.

Netzhautströme 407.

Netzmagen 614.

Neugeborene 706, 732; Blut 460; Pulsfrequenz 500; Herzvagus 491, 732; Thorax und Luftwechsel 542, 548; erste Atmung 552, 706; Wärmeregulation 681; Hirnrinde 303.

Neurin 91.

Neurit s. Neuronen.

Neuroglia 256.

Neurokeratin 108.

Neuronen 251; des Rückenmarks 256; des Sympathikus 321; der Netzhaut 403; angebliche Plastizität 252, 273, 311.

Nickhaut 435, 457, 458.

Nicol'sche Prismen 56.

Niederschlagsmembranen 20.

Niere 582, 584, 635; Entstehung 727; Venenblutfarbe 538.

Nierenextrakt 523.

Nierentrichter s. Nephrostomen.

Niesen 454, 549.

Nikotin, Wirkung auf sympathische Ganglien 323, auf Gehirn und Rückenmark 271, 290, auf die Pupille 396, auf das Herz 491, auf den Darm 617.

Niveauflächen s. Potentialflächen.

Niveaureflex 308.

Noeud vital s. Atmungszentrum.

Normalfläche 441, 443.

Normallösung 20.

Nucleus funiculi gracilis und cuneati 275, 277, 284.

Nukleinbasen 97.

Nukleinsäuren, Nukleine, Nukleoproteide 108.

Nukleoalbumine 109.

Nullpunkt, absoluter 12.

Nußgelenk s. Kugelgelenk.

Nystagmus 292, 361, 433.

Nysten'sches Gesetz 151, 152.

Obertöne s. Klang; der Vokale s. Formanten.

Oberflächengröße der Tiere 672; Beziehung zum Hirngewicht 297, zur Atmung 540, zur Wärmebildung 672.

Obst 665.

Oculomotorius, Ursprung 280; Physiologie 287; s. auch Akkommodation, Iris, Augenbewegungen.

Oedem 638, 640.

Oeffnungstetanus 225, 241.

Oeffnungszuckung s. Zuckungsgesetz.

Oekoid 463.

Oekonomischer Koëffizient 675.

Oeldrüsen 593.

Oelsäuren 87.

Oesophagus s. Schlund.

Ohm'sches Gesetz 59.

Ohnmacht 318, 454.

Ohr s. Gehörorgan.

Ohrenklingen, Ohrensausen 374.

Ohrenschmalz 376, 593.

Ohrlabyrinth s. Labyrinth.

Ohrmuschel 350, 375; Haltung 270.

Ohrtrompete s. Tuba Eustachii.

Oleinsäure, Olein 87, 90.

Olfactorius, Ursprung 280; Physiologie 287, 349.

Olfaktie, Olfaktometer 348.

Oliven 281, 291.
Onkograph 517.
Oophorin 692.
Operglas 52, 426.
Ophthalmometer 381.
Ophthalmoskop 397.
Ophthalmotrop 432, 435.
Opisthotonus 265.
Opticus, Anatomisches 280, 404; Faser- und Endorganzahl 423; Entwicklung 724; Physiologie 287, s. auch Netzhaut, Chiasma; mechanische Reizung 428, elektrische 429.
Optische Kraft 51; des Auges 384.
Optogramme 406.
Optometrie 387, 399.
Organ, elektrisches 218, 247; Corti'sches s. Schnecke.
Organextrakte 522, 697.
Orientierungsprinzip 433.
Ornithin 94, 99.
Ornithursäure 581.
Orthorheonom 220.
Ortssinn, der Haut 328, 332; des Ohres 375; der Netzhaut 421, 423.
Osmose, osmotischer Druck 20, 558, 620.
Oszillationen s. Schwingungen.
Otolithen 358, 359.
Otolithensäcke, Funktion 359, 360, 361.
Ovalbumin 106; Ausscheidung durch die Niere 585.
Ovarium, Ovulum s. Eierstock, Ei.
Oxalsäure 88, 96, 578.
Oxalursäure 96.
Oxybenzoësäuren 580.
Oxybuttersäuren 88, 637.
Oxydation 4, 83, 645, 673, 674; s. auch Sauerstoff.
Oxyessigsäure 88.
Oxyhämoglobin s. Hämoglobin.
Oxykapronsäuren 88.
Oxypropionsäuren 58, 88.
Oxyproteinsäure 577.
Oxyvaleriansäuren 88.
Ozon 526.

Pacini'sche Körperchen s. Vater'sche.
Pacini'sche Regel 247.
Palmitinsäure, Palmitin 87, 90.
Pankreas 570; Exstirpation und Diabetes 636, 637.
Pankreassaft 569; Wirkungen 621, 624, 626.
Pansen 614, 621.
Pantograph 2.
Papayotin 625.
Papillarmuskeln 484.
Papillen, der Cutis 338; der Zunge, Anatomisches 341, Physiologisches 344.
Parabansäure 96, 98.
Paradidymis 728.
Paraglobulin 108, 473.
Parakresol 86.
Parakresolkarbonsäure 89.
Paralbumin 109.
Parallelogramm der Drehmomente s. Drehmomente.
Paramilchsäure 88.
Paramyosinogen 106.
Paranukleoproteide 109.
Paraoxyphenyläthylamin 92.
Paraoxyphenylessigsäure, -propionsäure 89.
Parenchyme, Parenchymsäfte 602, 638.
Parenchymganglien 321; des Herzens 497.
Parepididymis 728.
Parietalhöhle s. Pleuroperitonealhöhle.
Paroarium, Paroophoron 728.
Parotis s. Speichel.
Parthenogenesis 688, 703; künstliche 704.
Partialtöne s. Klang.
Partiardruck, osmotischer 21; der Gase 23.
Paukenfell, Paukenhöhle s. Trommelfell etc.
Pause, kompensatorische 498.
Pendelbewegung des Darmes 615.
Penis, Harnentleerung 588; Erektion 521, 697, 699; Temperatursinn 335; Nervenenden 338; Entwicklung 730.
Pennomotorische Nerven 681.
Pentosen 101.
Pepsin, Pepsinogen 110, 565, 568, 622.
Pepsinproben 623.
Peptide 105, 107.
Peptonblut 472.
Peptone 107, 622, 625, 631.
Perikard 487.
Perikardialflüssigkeit 473, 603.
Perilymphe 358.
Perimetrie 422.
Perineum s. Damm.
Periode s. Menstruation.
Periodik s. Herz, Atembewegungen.
Periskopie 402.
Peristaltik 608, 615; s. auch Darmbewegungen.
Peritonealflüssigkeit 602.
Peritonealhöhle s. Pleuroperitonealhöhle.
Perpetuum mobile 9.
Persönliche Gleichung 311.
Perspiration s. Hautatmung.
Perzeptionszeit 314.
Pettenkofer'sche Reaktion 89.
Peyer'sche Haufen 642.
Pfeifen s. Lippenpfeifen, Zungenpfeifen.

Pfeifen mit dem Munde 202.
Pflanzen, Stoffumsatz 4; Ströme 119, 167; insektenfressende 625.
Pflanzenfresser, Gebiß 605; Darmlänge 605; Kotmenge 664; Hungern 648; Harn 578, 581.
Pfortader 481, 574, 631, s. auch Ecksche Fistel; Entstehung 725.
Phantasmen s. Halluzinationen.
Pharynx s. Schlundkopf.
Phasen, Einfluß auf Schwingungsform und Klangfarbe 38, 370, 376.
Phasenwechseltöne 368.
Phenol (Phenylsäure) 86, 625.
Phenolschwefelsäure 90, 577, 581.
Phenyl 85.
Phenyläthylamin 91, 92.
Phenylalanin 94.
Phenylessigsäure, -propionsäure 89.
Phenylkarbonsäure s. Benzoësäure.
Phenylschwefelsäure s. Phenolschwefelsäure.
Phenylzystin 581.
Phlorizin 634, 636, 637.
Phonautograph 38, 356.
Phonismen 459.
Phonograph 38, 196, 206, 370.
Phonophotographie 38, 195, 206.
Phosgen 96, 539.
Phosphate 84, 527, 602.
Phosphor 82; Einfluß auf Stoffumsatz 652.
Phosphorfleischsäure 168.
Phosphorproteide 109.
Phosphorsäure 84.
Phosphorwasserstoff 540.
Photismen 459.
Photographie, Anwendungen 3, 73, 159, 179, 187, 507, 543; s. auch Chronophotographie, Phonophotographie.
Phototaxis 115.
Phrenicus 551, 555.
Phrenograph 543.
Phrenologie 306.
Physiologie, Aufgabe 1, 5, 6.
Physostigmin 393, 396.
Phytosterin 86.
Pigmente s. Farbstoffe.
Pigmentepithel des Auges 399, 406.
Pigmentzellen 114, 115.
Pikrotoxin 269, 290.
Pilokarpin 592, 593.
Pilomotorische Nerven 259, 680.
Piqûre s. Zuckerstich.
Pitot'sche Röhrchen 515.
Plasma s. Blut, Lymphe, Muskeln.
Plastizität der Neuronen s. Neuronen.
Platte, elektrische 247.
Plattfuß 186.
Pleiomere Muskeln 157.
Plethysmographie 2, 490, 517.
Pleuroperitonealhöhle, Entwicklung 713, 716, 725, 727; Endothel 638.
Plexus, sympathische 321, 325; coeliacus 636; hypogastricus s. Hypogastricus; lienalis 643; myentericus, submucosus 616; renalis 587.
Pneumographie, Pneumometrie 543, 545.
Pneumonie, neuroparalytische 549.
Pneumothorax 541, 542.
Poikilothermie s. Kaltblüter; künstliche 683.
Point vital s. Atmungszentra.
Poiseuille'sches Gesetz 27.
Polarisation, elektrolytische 70, des Muskels 164, des Nerven 239, 244, s. auch Elektrotonus; optische 55, Wahrnehmung 428.
Polarisationsebene, Drehung 58.
Polarisationsmikroskop 57.
Pole des Eies s. Eipole.
Pollution 698.
Polykrotie 507.
Polyopie 402.
Polypeptide 105, 107.
Polysaccharide 103.
Polyspermie 702.
Polyurie 582, 635, 663.
Polzellen s. Richtungskörper.
Pons Varolii s. Varolsbrücke.
Postganglionäre Fasern 322.
Potential 58.
Potentialdifferenzen, Messung 73.
Potentialflächen 63.
Potentialgefälle 59.
Pouillet'sche Methode 75, 130.
Präganglionäre Fasern 322.
Präpariermikroskop 426.
Präsentationszeit 314.
Presbyopie 393.
Pressorische Nerven 520.
Primärstellung s. Augenbewegungen.
Prismen, achromatische 55; ohne Ablenkung 55; Nicol'sche 56; Porro'sche 426, 449; s. auch Spektralapparat.
Probe, Trommer'sche s. unter Trommer, u. dgl.
Processus vermiformis s. Wurmanhang; ciliares s. Ziliarfortsätze.
Profermente s. Zymogene.
Pronucleus s. Eikern, Spermakern.
Prony'scher Zaum 676.
Propionsäure 87.
Prostatasekret 598, 696, 699.
Protagon 103.
Protalbumose 107.
Protamine 108.

Proteide 108; Verdauung 623.
Proteinsubstanzen 104.
Proteosynthetische Enzyme 626.
Protoplasma 112; Bewegungen 114; elektrisches Verhalten 119, 167.
Protoplasmazellen 564.
Psalter 614.
Pseudomotorische Wirkungen 235, 519.
Pseudopepsin 625.
Pseudopodien 114. 115.
Pseudoskop 448.
Pseudoskopien s. Augentäuschungen.
Psychophysisches Gesetz 331; s. auch Weber'sches Gesetz.
Pterygoidmuskeln 606.
Ptomaine 91, 734.
Ptyalin 562, 621.
Pubertät 687; weibliche 691; männliche 696.
Puls s. Arterienpuls, Venenpuls.
Pulsfrequenz 490, 492, 494, 500.
Pulsvolum s. Schlagvolum.
Pupille s. Iris.
Purin, Purinkörper 97.
Purkinje'sche, Aderfigur s. Aderfigur; Zellen 281; Phänomen 412.
Purkinje-Sanson'scher Versuch 390.
Purpurfarbe 412; s. auch Netzhautpurpur.
Putreszin 91.
Pylorus, Pylorusdrüsen s. Magen.
Pyramidenbahnen und -stränge 277, 282, 303.
Pyramidenzellen 282.
Pyridin 91.
Pyrimidin, Pyrimidinbasen 98.
Pyromykursäure 580.
Pyrrol, Pyrrolidin 91, 100.
Pyrrolidinkarbonsäure 94.

Quakversuch, Goltz'scher 264.
Querströme, Querwiderstand 142, 163, 223, 239.
Quotient, respiratorischer 538, 654.

R-Laute 210, 213.
Rachen s. Pharynx.
Raddrehungen 431, 442; kompensatorische 433, 436.
Räuspern 549.
Rahm 595.
Rami communicantes 322.
Ranzigwerden 90.
Raumsinn s. Ortssinn.
Reaktion, tierische 4, 307; s. auch Reflex.
Reaktion, Pettenkofer'sche s. unter Pettenkofer u. dgl.
Reaktionszeit 218, 312.
Recurrens s. Vagus.
Reduktionsteilung 703.
Reflex 263, 271, 289, 307; sympathischer 324; Bahnung 273; Zentrum im Kopfmark 289.
Reflexhemmung 268, 273, 308.
Reflexion des Lichtes 39, 40, 45; im Auge 381, 390, 396.
Reflexionstöne 366.
Reflexkrämpfe 265, 289.
Reflextonus 270, 271.
Reflexzeit 267.
Refraktärstadium des Herzens 495, 498.
Refraktion s. Brechungsgesetze und Abbildung.
Refraktionsbestimmung am Auge 388.
Regeneration der Nerven 234.
Regio olfactoria 345.
Register der Stimme 201.
Registrierung, graphische s. Graphik.
Reibung 29; in Röhren 26, 27; bei Schwingungen s. Dämpfung; als Wärmequelle im Tierkörper 675.
Reitbahngang s. Zwangsbewegungen.
Reizbarkeit, Reize s. Muskeln, Nerven.
Reizschwelle 146, 331; der Haut 329; des Ohres 364; des Auges 409.
Rektum s. Mastdarm.
Reliefferrnrohr 449.
Reptilien, Blut 462, 465; Kreislauf 483; Harn 578; Eier 689; besondere Vorkommnisse 499, 550.
Reserveluft 546.
Residualblut 513.
Residualluft 547, 548.
Resonanz, Resonatoren 36, 37.
Resonatorentheorie des Hörens 369.
Resorption s. Aufsaugung.
Respiration s. Atmung.
Respirationsluft 546.
Retikulärformation 277, 278.
Retikulärgewebe 626, 642.
Retina s. Netzhaut.
Retractor bulbi 435, 457.
Rheochord 62.
Rheonom 220.
Rheoskop, physiologisches 156.
Rheostat 62.
Rheotom 159.
Richtungskörper 702, 703, 709.
Richtungslinien 385, 421.
Riechen, Riechhaut, Riechkraft etc. s. Geruchsorgan.
Rieselphänomen am Muskel 136.

Rindenbezirke, motorische 299; sekretorische 301; sensuelle, assoziative 303.
Ring, Löwe'scher, Maxwell'scher 428.
Ringe, Ranvier'sche 233, 236, 257.
Ringer'sche Flüssigkeit 494.
Rinne'scher Versuch 350.
Rippen 593; Entstehung 715.
Rippenquallen s. Ktenophoren.
Ritter'scher Tetanus s. Oeffnungstetanus.
Ritter-Rollett'sches Phänomen 146.
Rodanverbindungen 95, 562, 578.
Röntgenstrahlen 484, 610, 611.
Rohrzucker 103, 620, 621.
Rolando'sche Furche 282.
Rollbewegung s. Zwangsbewegungen.
Rosenmüller'sches Organ 728.
Rotationsschwindel s. Schwindel.
Rotblindheit s. Farbenblindheit.
Rückenmark, Geschichtliches 250; Anatomisches 253; Entwicklung 714, 722; Chemie etc. 317; Leitung, Durchschneidung, Reizung 259; Reflexfunktion 263; Automatie 269; Atmungszentra 551; Gefäßzentra 521; tetanisierende Frequenz 134; Lage der Bezirke 274; zentrale Stellung 308.
Rückenmarksnerven, Anatomisches 256; Physiologie 258, 259.
Rückenmarksseele 263, 307.
Rückstoßwellen 31, 507.
Ruktus 614.
Rumpfplatten s. Hauptfaserplatten.
Rythmik, chemische Bedingungen 121; im Muskel 144; beim Tetanus 134; der Strychninkrämpfe 265; des Herzens s. Herz.

Sacculus s. Vorhofssäcke.
Säugling s. Neugeborene.
Säurealbuminate 107, 622.
Säurebildung, im Muskel 169, 170; im Nervensystem 241, 317; im Blute 473; im Magen 568, 570; in der Niere 583.
Säuren, anorganische 84; organische 87, 92; aromatische 89.
Säurestarre 153.
Saftkanälchen 638.
Saitenschwingungen 34.
Salizylsäure, Salizylursäure 580, 652.
Salmin 108.
Salze 83, 84, 85, 653.
Salzsäure s. Chlorwasserstoffsäure.
Samen 688, 694; Chemie 696; Entleerung 698.
Samenblasen 696, 697; Entstehung 728.
Samenkörper 694; Entdeckung 685; Bewegung 116, 695; Bildung 695; Verhalten bei der Befruchtung 702.
Santonin 421.
Sarcous elements s. Fleischprismen.
Sarkin s. Hypoxanthin.
Sarkode s. Protoplasma.
Sarkoplasma 174.
Sarkosin 93, 582.
Sattelgelenke 178.
Sauerstoff 4, 82; im Blute 466, 526, 529; Aufnahme s. Atmung und Gaswechsel; komprimierter 539.
Sauerstoffbedürfnis 525; der Zellen 120; der Gewebe 537; des Muskels 150; des Nerven 233; der Nervenzentra 318, 320; der Drüsen 559; des Herzens 493; des Eies 708.
Sauerstoffmangel, Wirkung 320, 553, 653.
Saugen 546, 605; des Säuglings 596, 605.
Saugkraft, des Herzens 486; des Thorax s. Thorax.
Schädel 183, 296.
Schall 31.
Schallintensität 33; Wahrnehmung 363.
Schallleitung 30, 31, 33, 36; im Ohr 349, 350, 355.
Schallrichtung, Wahrnehmung 375.
Schallwahrnehmung, Grenzen 364, 365, 367.
Schamlippen, Entstehung 730, 731.
Schamröte 516, 521.
Scharniergelenke 178.
Schatten, farbige 415.
Schaudern 679.
Schaum 19.
Scheiner'scher Versuch 386, 412.
Scheinfüsse s. Pseudopodien.
Scheinfütterung 566.
Schielen 435, 438, 444.
Schilddrüse 319, 599; Entstehung 725.
Schlaf 309; Reflexe 265; Pupille 396; Theorien 311; Stoffumsatz 654.
Schlag, elektrischer, der Fische 247.
Schlagfluß s. Apoplexie.
Schlagvolum 513.
Schleim 561, 598.
Schleimbeutel 602.
Schleimdrüsen 564, 598.
Schleimgewebe 603, 721.
Schleimhautströme 560.
Schleimkörper, Schleimzellen 561, 564.
Schleimstoff s. Muzin.
Schließmuskel s. Sphinkter.
Schließungstetanus 225.
Schließungszuckung s. Zuckungsgesetz.
Schlingen s. Schlucken.
Schluchzen 551.
Schlucken 607; Zentren 288, 305.

Schlund, Schlundkopf 609; Entwicklung 714, 721.
Schlundbögen s. Kiemenbögen.
Schmeckbecher 341.
Schmelz, Schmelzorgan s. Zähne.
Schmerz, Schmerzpunkte 327, 337, 338; durch Temperaturen 336.
Schnäuzen 550.
Schnecke, Anatomisches 359; Physiologie 362, 369.
Schnellseher 414.
Schnepfenkopf s. Caput gallinaginis.
Schnürringe s. Ringe.
Schraubengelenke 178.
Schriftproben 424.
Schritt s. Gehen.
Schüttelfrost 679.
Schwangerschaft 704; Stoffumsatz 655.
Schwankung s. Stromesschwankung.
Schwann'scher Versuch 138, 139, 174.
Schwanz 721.
Schwarz 408, 418.
Schwebungen, Schwebungtöne 368, 371, 372.
Schwefelsäure 84; gepaarte im Harn 577, 581.
Schwefelwasserstoff 84, 540.
Schweflige Säure 539.
Schweiß, Schweißsekretion 591, 677, 680.
Schwelle s. Reizschwelle.
Schwere, Wirkung auf den Kreislauf 511, 516.
Schwerpunkte im Körper 183, 184, 185.
Schwimmen, Schwimmblase 193, 361.
Schwindel 292, 293, 341, 360.
Schwingungen, elastische 31, transversale, longitudinale 34, 39; stehende 33; elektrische 81.
Scrotum s. Hodensack.
Seelentätigkeiten 5, 296, 306, 307; Lokalisation 299; Zeitverbrauch 311; Ersparung 293.
Sehaxe s. Gesichtslinie.
Sehen 376, 378, 403, 407, 421; direktes, indirektes 422; binokuläres s. Binokulärsehen; körperliches 444; unter Wasser 389; durch nicht optische Reize 428; subjektives 429; s. auch Augentäuschungen.
Sehepithel s. Netzhaut.
Sehhügel, Anatomisches 281; Entwicklung 722; Physiologisches 269, 292, 295.
Sehnenphänomen, Sehnenreflex 149.
Sehnenscheidenflüssigkeit 602.
Sehpurpur s. Netzhautpurpur.
Sehschärfe 405, 422, 424.
Sehstrahlen s. Richtungslinien.
Sehweite 387, 425.
Sehwinkel 385; Grenze 423; Vergrösserung 424.
Sehzentra 304, 306, 429.
Seidenleim 108.
Seifen 87, 90.
Seitenplatten 713.
Seitenstränge s. Rückenmark.
Sekrete, Sekretion s. Absonderung.
Sekretionsströme 162, 167, 560.
Sekundärstellungen s. Augenbewegungen.
Sekundenvolum 28; des Kreislaufes 501, 512.
Selbstinduktion 78.
Selbststeuerung, des Herzens 487; der Atmung 556.
Selbstverdauung 629.
Selbstverstümmelung 265.
Semilunarklappen 484, 488.
Semipermeable Membranen 20.
Sensibilität, rekurrierende 258, der Hirnnerven 284.
Sensomotorische Lähmung 340.
Serin 95.
Serizin 108.
Seröse Hülle 718.
Serum s. Blutserum, Muskelserum.
Serumalbumin 106.
Serumglobulin 106.
Seufzen 551.
Shock 264.
Siedepunktserhöhung 21.
Simultankontrast 415, 416, 418.
Singen 199, 201.
Sinnesblatt s. Keimblätter.
Sinnesorgane 5, 326, s. auch die einzelnen; Entwicklung 723; gegenseitige Beeinflussung 459.
Sinus, terminalis 717; urogenitalis 730.
Sirenen 365.
Sitzen 187.
Skatol 92, 581, 625.
Skatolaminoessigsäure 94, 99.
Skatolessigsäure, -karbonsäure 94.
Skelett 177; Bewegung 187.
Skioskopie 399.
Somnambulismus 311.
Sonne, als Energiequelle 11; scheinbare Grösse am Horizont 451; farbige Nachbilder 415, 417.
Sonnenmikroskop 424.
Sopor 311.
Sorge'sche Töne s. Interferenztöne.
Spalträume 602, 637.
Spaltung, als Lebensprozess und Energiequelle 172, 242, 538, 655; hydrolytische 83, 90, 104, 623 f., 631.
Spannkraft 10; der Nährstoffe 661, 674.

Spannung s. Gasspannung, Blutdruck.
Spargel, Wirkung auf Harn 580.
Speckhaut, Speckschicht 462.
Speichel, Speichelsekretion, Speichelverdauung 561, 563, 621.
Speichelkörper 561, 564.
Spektralapparat 54.
Spektralfarben, Mischung 412.
Spektrum 54; Verteilung der Wirkungen 410; des Blutes 467.
Sperma s. Samen.
Spermakern 702, 703.
Spermatiden, Spermatogonien 695, 703.
Spermatozoen s. Samenkörper.
Spermin 92, 696.
Sphäroidgelenke 178.
Sphinkter, ani 274, 618; vesicae 274, 588; choledochi 576; iridis s. Iris.
Sphygmograph 507.
Sphygmomanometer 506.
Sphygmoskop 507.
Spiegel, ebene 40; sphärische 45.
Spinalganglien 234, 257, 323; der Hirnnerven 278.
Spinalnerven s. Rückenmarksnerven.
Spinalwurzeln 254, 256, 257, 258.
Spiralgelenke 180.
Spirometrie 546.
Spitzenstoß 489.
Splanchnicus 325; Wirkung auf Gefäße 518, auf die Magenbewegung 613, auf die Darmbewegung 616, auf Niere und Harn 584, 636, auf Gallensekretion 576; reflektorische Wirkungen 521, 554.
Sprache 195, 203, 213; Hören derselben 364, 371.
Sprachzeichner 205.
Sprachzentrum 305.
Sprechmaschinen 213.
Springen 192.
Sprunggelenk 186.
Stabkranz s. Großhirn.
Stäbchen s. Netzhaut.
Stärke 103; Verdauung 621.
Stannius'scher Versuch 497.
Stapedius 355.
Stationärkalorimeter 671.
Steapsin 569, 626.
Stearinsäure, Stearin 87, 92.
Stehen 183; Einfluß auf Pulsfrequenz, Blutdruck etc. 318, 500, 516; auf den Zehen 186.
Steigbügel s. Gehörknöchelchen.
Steißdrüse 601.
Stenson'scher Versuch 179, 233.
Sterben s. Absterben, Tod, Agonie.
Stereoskopie 436, 444, 446.
Sterkobilin 100.
Stethograph 543.
Stethoskop 351.
Stickoxyd 466, 539.
Stickoxydul 539, 540.
Stickstoff 82, 91, 539; im Blute 528; Ausscheidung durch die Lungen 532, 648; Kostmaß 662.
Stickstoffdefizit 532, 647.
Stickstoffgleichgewicht 649.
Stimmbänder, Stimmritze s. Kehlkopf.
Stimme 195, 199; Umfang 201; der Tiere 203.
Stimmgabelschwingung 34.
Stimmwechsel 202, 696.
Stimmzentrum 264.
Stirnhöhlen 184, 347.
Stöße, Stoßtöne s. Schwebungen.
Stoffwechsel 3; Geschichtliches 645; Maße 646; Einfluß der Temperatur 653, 674; Nerveneinfluß 656; Theorie 655.
Strabismus s. Schielen.
Strahlen des Spektrums, Verteilung der Wirkungen 410.
Strahlung s. Wärmestrahlung.
Strecker und Beuger s. Antagonisten.
Streifenhügel 283, 292, 299, 679.
Stroboskopie 35; elektrische 158.
Ströme, Strömung, stationäre, von Flüssigkeiten 26; elektrische 58, in Körpern 63; Beobachtung 71; s. auch Elektrizität.
Strömungslinien 63.
Stroma, der Blutkörper 463; des Eierstocks 694.
Strombrechungsgesetz 64.
Stromdichte 59, 219.
Stromesschwankung s. Erregungsgesetz; negative s. Muskel- und Nervenstrom.
Strompendel 514.
Stromstärke 58.
Stromuhr 515.
Stromverzweigung, mechanische 28; elektrische 60.
Stromwärme 75.
Struma 599.
Strychnin 265, 272, 636, 637.
Subkutane Injektion 637.
Sublingual-, Submaxillardrüse s. Speichel.
Suffokation s. Erstickung.
Sukzessivkontrast 415, 418.
Sulfate 84.
Sulfozyansäure 95.
Sulze, Wharton'sche 721.
Summation der Reize 146, 232, 262, 267, 272.
Summationstöne 368, 371.

Summen 201.
Superposition, von Strömen 226; von Reizen 132.
Suprarenin 601.
Sympathikus 321, 323, s. auch Halssympathikus; Geschichtliches 251; Entstehung 723; Nebenorgane 523, 601.
Symphysen, Synchondrosen 177.
Synovia 179, 602.
Synthesen, tierische 83, 631.
Syntonin 107, 622.
Systole s. Herz.

Tachographie 514, 517.
Tachometer 514.
Täuschungen s. Augentäuschungen.
Tageszeit, Einflüsse 500, 655, 670.
Talbot'scher Satz 409, 413.
Talgdrüsen 593.
Tapetenphänomen 450.
Tapetum 400.
Tartini'sche Töne s. Interferenztöne.
Tartronsäure 88.
Tasthaare 329.
Tastkörperchen, Tastzellen 338; Entdeckung 326.
Tastsinn 328, 337.
Taubstumme 361.
Taucherbrille 389.
Taurin 95, 582.
Taurocholsäure 95, 572.
Tautomerie 97, 98.
Teichmann'sche Probe 99, 469.
Teiltöne s. Klänge.
Telephon, als Induktionsapparat 77, 227; als Rheoskop 155, 160, 227; Sprachübertragung 213; Verwendung zu Vokalversuchen 206, 371.
Telephonograph 214.
Telestereoskop 448.
Telolezithale Eier 689.
Temperatur, Begriff 12; absolute 13; Messung 64, 76, am Körper 153, 668, 677; Einflüsse s. Wärme, Kälte.
Temperaturen, des Körpers 668, 669, zeitliche Aenderungen 669; des Gehirns 319; abnorme 682, 683; postmortale 684; Regulation s. Wärmeregulation.
Temperatursinn 313, 335, 337.
Temperatursteigerung, postmortale 684.
Tensor, chorioideae s. Ziliarmuskel; tympani 355.
Terminale Atmung 554.
Terpentinöl, Einfluß auf den Harn 579.
Tertiärstellungen s. Augenbewegungen.
Teslaströme 81, 229.
Tetanie 599.
Tetanomotor, mechanischer 230.
Tetanus 133, 137, 159; sekundärer 160, 162, 237; Ritter'scher 225, 241; Pflüger'scher 225; paradoxer 237; des Herzens 496; toxischer 265; Wärmeproduktion 153.
Thalamus opticus s. Sehhügel.
Thaumatrop s. Lebensrad.
Thermoelektrizität 76.
Thermotaxis 115.
Thigmotaxis 115.
Thioalbumose 107.
Thiophensäure 580.
Thiry'sche Fisteln 571, 615, 624.
Thorakograph, Thorakometer 543.
Thorax 541, 543, 548; Beziehungen zum Kreislauf 486, 508, 509.
Thrombin s. Fibrinferment.
Thymin 98.
Thymusdrüse 644; Entstehung 725.
Thyreoglobulin 600.
Thyreoidektomie s. Schilddrüse.
Thyreojodin 600.
Tiefenwahrnehmung 444.
Timbre s. Klangfarbe.
Tod 731; s. auch Agonie, Totenstarre.
Töne 33; subjektive 374; s. auch Tonempfindung.
Toluol 581.
Tonempfindung 365, 367; Theorie 369.
Tonsillen 564, 609, 642.
Tonus, der Skelettmuskeln 270; der glatten Muskeln 175; des Herzens 499; der Arterien 517, 519; der Blase 589; der Milz 643; der Sphinkteren 270, 588, 618; der Iris s. Iris; des Herzvagus 491.
Torpedo 247.
Totalindex der Linse 380.
Totenstarre 151, 154, 168, 170; glatter Muskeln 176.
Toxine, des Serums 477; sonstige 583.
Trabeculae carneae 485.
Trabreflex 266.
Tracheen 540.
Trägheit, Trägheitseffekte 8, 29; Amortisation derselben 30.
Tränen, Tränenapparat 458, 598.
Transfusion 477.
Transspirationskoëffizient s. Viskosität.
Transsudate 85, 557, 602.
Traubenzucker 101, 102; Verdauung und Resorption 620, 622; Assimilation 634; s. auch Zuckerbildung.
Traum 310.
Trennungslinien 439, 440.

Trichromaten 418.
Trigeminus, Ursprung 280; Physiologie 286; Beziehungen zum Kauen 607, zum Geschmack 343, zur Ohrhaltung 271, zur Pupille 394; angebliche trophische Fasern 245; s. auch Lingualis.
Trikrotie 507.
Trikuspidalklappe 484.
Trimethylamin 91.
Trinken 607.
Trinkwasser 664.
Trioxyakrylsäure 97.
Trochlearis, Ursprung 280; Physiologie 287; s. auch Augenbewegungen.
Trommelfell 350, 351, 356.
Trommelhöhle 353, 355; Entstehung 730.
Trommer'sche Probe 101.
Trophoblast 710, 720.
Trypsin, Trypsinogen 569, 624.
Tryptophan 94, 105, 581, 625.
Tuba Eustachii 353, 609; Entstehung 730.
Tuba Fallopiae 692, 700; Entstehung 728.
Tubenwulst 354.
Tyrosin 94, 105, 582, 596, 624.

Ueberfirnissung 535.
Ueberlastung 130.
Ueberlegungszeit 315.
Uebung 313, 333; der Muskeln 151.
Ultrarot, Ultraviolett 410.
Umarmungsreflex 264.
Umbilikalgefässe s. Nabelgefässe.
Umlaufsdauer s. Blutbewegung.
Unbewußte Handlungen 293.
Unipolare Induktionswirkungen 228.
Unterbrechungstöne 368.
Unterkiefer 606; Entstehung 729.
Unterschiedsempfindlichkeit 330, 364, 366, 409.
Urachus s. Allantois.
Urämie 583.
Urazil 98.
Urdarm 712, 713.
Ureide 96.
Ureier 728.
Ureter s. Harnleiter.
Urfarben 418.
Urin s. Harn.
Urmund 712, 715.
Urobilin 100, 469.
Urochloralsäure 581.
Uroleuzinsäure 578.
Uroprotsäure 577.
Ursamenzellen 695, 728.
Ursegmentplatten s. Urwirbelplatten.
Urwindungen 282.
Urwirbel, Urwirbelplatten 713, 715.
Urzeugung 685, 686, 687.
Uterus 704, 708; Innervation 705; Flimmern 692; Entstehung 728; masculinus 728; s. auch Decidua.
Utriculus s. Vorhofssäcke.

Vagina 699, 705, 706; Entstehung 728, 730.
Vagus, Ursprung 279; Physiologie 285; Wirkung auf das Herz 490, 493, auf Gefässe 519, 520, auf den Digestionsapparat 565, 567, 570, 610, 613, 616, auf den Atmungsapparat 288, 549, 555, auf den Kehlkopf 199, auf Zuckerbildung 635.
Vaguspneumonie 549.
Vakuolen 113.
Valeriansäure 87.
Valsalva'scher Versuch 354.
Valvula coli s. Bauhini 615, 617.
Variationstöne 368.
Varolsbrücke, Anatomisches 277; Funktionelles 292, 295; Entstehung 722.
Vasodilatatoren, Vasomotoren s. Gefässnerven.
Vasoformative Zellen 644.
Vater'sche Körperchen 338; Entdeckung 326.
Vegetabilische Kost 664; s. auch Pflanzenfresser.
Vegetative Funktionen 4.
Vella'sche Fisteln 571, 614, 616.
Venen 460, 479, 509; Geschichtliches 478; Nerven 519.
Venenblut 476, 528.
Venenherzen 510, 522.
Venenklappen 510; Entdeckung 478.
Venenpuls 510, 522.
Venensinus s. Herz.
Ventilationskoëffizient 548.
Ventile, Müller'sche 531.
Ventilmanometer 486, 487.
Ventriculus Morgagni s. Kehlkopf.
Veratrin 132, 167, 496.
Verbindungen, organische 85.
Verblutung, Verblutungskrämpfe 521, 523, 552; Blutersatz 477.
Verbrennungswärmen 674.
Verdauung, Geschichtliches 604; Mechanik 604; Chemismus 618; der Kohlehydrate 621; der Proteinkörper 622; der Fette 626; künstliche 623; Temperatureinfluss 621.
Verdauungssäfte 561; s. auch die einzelnen.

Vereinigungsweiten, konjugierte 42.
Vererbung 7.
Vergrößerung, optische 44, nach Abbe 425; durch Instrumente 424.
Verhornung 561.
Verhungern 648.
Verkürzungsrückstand 130, 132; des Herzens 499.
Vernix caseosa 593, 707.
Versagen, polares 142, 223, 226.
Verschmelzung sukzessiver Eindrücke 334.
Vertrocknungswirkungen 144, 163, 225, 231.
Vibrissae 376.
Vierhügel, Anatomisches 281; Funktionelles 294, 394, 436.
Virtuelles Bild 40, 42.
Virtuelles Objekt 41.
Visierebene 430, 435.
Viskosität 27; des Blutes 503.
Viszeralbögen s. Kiemenbögen.
Vitalismus 5.
Vitalkapazität 546, 547.
Vitellin 109, 690.
Vögel, Blut 462, 465, 471; Pfortaderkreislauf 574; Atembewegungen 548; Gaswechsel 533, 655; Temperatur 668; Flug 194, 361; Stimme 203; Hirngewicht 297; Iris 395, 396; Netzhaut 420; Oeldrüsen 593; Kropf und Magen 614; Harn 578, 581, 582; Ei und Entwicklung 709, 718 f.
Vokale 203; Hören derselben 371.
Volta'sche Abwechselungen 225.
Volumgeschwindigkeit 26; des Blutes 512.
Volumschwankungen der Gliedmaßen 517.
Vorderhirn 722.
Vorhöfe, Vorkammern s. Herz.
Vorhofssäcke, Anatomisches 357, 358; Physiologisches 359.
Vormagen 614.
Vormauer 282, 305.
Vorniere 727.
Vorstellung s. Seelentätigkeiten.

Wachsbildung der Bienen 658.
Wachstum 732.
Wärme, Natur s. Wärmetheorie; spezifische s. Wärmekapazität; tierische 3, 667, s. auch Temperaturen; Geschichtliches 666.
Wärme (Hitze), ertragbares Maximum 682; Wirkung auf Herz und Gefässe 494, 521, auf Skelettmuskeln 143, 152, 158, auf glatte Muskeln 175, auf Nerven 229, 237, auf Zentra 271, auf den Stoffumsatz 653.
Wärmeäquivalent, mechanisches 12.
Wärmeausgaben 677, durch Nase und Lungen 529, 678.
Wärmebildung, durch Ströme 75; tierische 3, 670, 673; im Muskel 153; im Nerven 236; im Blute 474; in Drüsen 559, 563; in der Leber 668, 674; in den Lungen 678; Nerveneinflüsse 291, 679.
Wärmedyspnoe 554, 680.
Wärmegefühl s. Temperatursinn.
Wärmehaushalt 677.
Wärmeinanition 683.
Wärmeinhalt 13.
Wärmekapazität, der Gase 14; des Tierkörpers 678.
Wärmeleitungsvermögen der Gewebe 678.
Wärmepolypnoe s. Wärmedyspnoe.
Wärmepunkte s. Temperatursinn.
Wärmeregulation 679.
Wärmestarre 114, 143, 152.
Wärmestillstand 114, 495.
Wärmestrahlung 677, 680.
Wärmetheorie, mechanische 13, 18.
Wagner'scher Hammer 78; Helmholtz-sche Modifikation 80.
Wahlzeit 315.
Wahrnehmungszeit 313, 314.
Waller'sches Gesetz 234.
Walrat 90.
Wanst s. Pansen.
Warmblüter 667; Gaswechselgrößen 532; Wärmeregulation 653, 679; Untertemperierung 683.
Wasser 83, 84; Luftgehalt 525; Gehalt der Organe 85; Wirkung auf Muskeln 144, 153, 156, 157, auf Blut 464; Beziehung zum Stoffumsatz 584, 651; Bedarf 663; Ausscheidung 529, 584; s. auch Trinkwasser.
Wasseratmung 525, 540.
Wasserfalltöne 366.
Wasserkalorimeter 670.
Wasserstarre 153, 156, 157.
Wasserstoff 82, 539.
Weber'sches Gesetz 330, 365, 366, 409.
Wechselströme, Beobachtung 72; Wirkung 229.
Wehen 705.
Weine 665.
Weinsäure 88.
Weitsichtigkeit s. Hypermetropie, Presbyopie.
Wellen, in elastischen Medien 30; in Röhren 30; stehende 33. 34.
Wellenlänge 33.
Wellensirene s. Sirenen.
Wettstreit der Sehfelder 437.

Wharton'sche Sulze 720.
Wheatstone'sche Kombination 62.
Widerstand s. Leitungswiderstand.
Wiederkäuer, Gebiß 605, 606; Mägen 614; Darmlänge 605; Plazenten 721.
Willensfreiheit 307.
Willkürstrom 162, 561.
Wimpertrichter 727.
Winkelschätzung 452.
Winterschlaf 533, 655, 684.
Wirbelsäule 184; Entstehung 715.
Wochenfluß 707.
Wogen, galvanisches, des Muskels 143, des Herzens 496, 499.
Wolff'scher Kanal und Körper 715, 727, 728, 730.
Wollust 328.
Worttaubheit 305.
Wühlen s. Wogen.
Wulstbildung, idiomuskuläre 136, 141, 142, 167.
Wurfhöhe des Muskels 139.
Wurmanhang 615, 628.

Xanthin 98, 624.
Xanthinbasen 97.
Xanthoproteinsäurereaktion 105.

Young'sche Theorie 416.

Zähne, Chemie 85, 603; Arten 605; Empfindungen 327; Entstehung und Wechsel 730, 732.
Zähneklappern 679.
Zapfen s. Netzhaut.
Zaum, Prony'scher 676.
Zehenstand 137, 186.
Zeitmessung für kleine Zeiten 75, 130, 312.
Zeitsinn 316.
Zelle 111; Morphologisches 112; Lebenserscheinungen 113, 123.
Zellen, künstliche 124.
Zellgifte 121.
Zellkern 112, 113; Funktionen 121.
Zellteilung 122, 686, 688, 703, 732.
Zellulose 665, 666; Verdauung 621, 665.
Zellunterbrechung beim Sympathikus 323.
Zentra, kortikale s. Rindenbezirke; thermische 679.
Zentralorgane s. Gehirn, Rückenmark; Schema der Anordnung 308; Reize 271; relative Erregbarkeit 308.
Zentrierung des Auges 382, 402, 423.
Zentrolezithale Eier 689.
Zerebrin 104.
Zerotinsäure 87.
Zerstreuungskreise 385.
Zerstreuungslinsen s. Dispansivsysteme.
Zetylalkohol, Zetylester 90.
Zeugung 3; Geschichtliches 685; ungeschlechtliche 688, s. auch Zellteilung; geschlechtliche 688.
Ziliarfortsätze 455.
Ziliarmuskel 391, 392.
Zimmtsäure 580.
Zirbeldrüse 295, 722.
Zirkelversuch, Weber'scher 332.
Zirkularhoropter s. Horopter.
Zitronensäure 88, 89.
Zitterfische s. Fische, elektrische.
Zitterlaute s. R-Laute.
Zöllner'sche Täuschung 452.
Zölom 713.
Zona pellucida s. Ei.
Zonula Zinnii 392.
Zooid 463.
Zoospermien s. Samenkörper.
Zotten s. Darmzotten, Chorion.
Zuckeranhydride 103.
Zuckerarten 101; Gärungen 101; s. auch Traubenzucker etc.
Zuckerbildung, in der Leber 632, 635; im Magen 621.
Zuckerstich 290, 635.
Zuckung 129; isometrische, isotonische 129, 131; sekundäre vom Muskel aus 162, 163, vom Nerven aus 237; paradoxe 237; „ohne Metalle" 157; durch Induktion auf den Nerven 227.
Zuckungsgesetz 141, 176, 222, 226, 245.
Züchtung, natürliche 7, 687.
Zughöhe 138.
Zunge, Geschmacksfunktion s. Geschmacksorgan; Bewegungen 607, 608, s. auch Mund, Sprache, Schlucken; Entstehung 730.
Zungen, Zungenpfeifen 35, 200.
Zungenbuchstaben 210.
Zwangsbewegungen 290, 292, 301, 360.
Zweckmäßigkeit 7.
Zwerchfell 543, 548.
Zwillinge 694, 729.
Zwischenhirn 291; Entstehung 722.
Zwitter s. Hermaphroditismus.
Zyan 540.
Zyanamid 95.
Zyansäure 95.
Zylinderlinsen 393, 402.
Zymogene 109, 568, 571, 624.
Zystein, Zystin 95, 581.
Zystoskop 588.
Zytosin 98.



Berichtigungen.

Seite 114, Zeile 1 (Titel) lies **Bewegungserscheinungen** statt Lebenserscheinungen.
„ 124, „ 14 von unten lies **VI.** statt IV.
„ 201, „ 4 „ „ lies **4.** statt 3.
„ 379, „ 7 „ „ lies **dioptrischen** statt optischen.
„ 396, „ 7 „ „ lies **6.** statt 9.
„ 444, „ 5 „ „ lies **Tiefendimension** statt Tiefendimensionen.
„ 611, „ 12 „ oben lies **3.** statt c.
„ 615, „ 14 „ „ lies **Valvula** statt Volvula.
„ 720, „ 8 „ unten lies **berücksichtigt** statt beeinträchtigt.

Druck von L. Schumacher in Berlin N. 24.

Medicinische Hand- und Lehrbücher.

Gerhardt, Geh. Med.-Rath Prof. Dr. **C.,** Die Therapie der Infectionskrankheiten. In Verbindung mit den Oberstabsärzten Dr. Grawitz, Dr. Hertel, Dr. Ilberg, Dr. Landgraf, Dr. Schultzen, den Stabsärzten Dr. Dorendorf, Dr. Schulz, Dr. Stuertz, Dr. Widenmann und Generaloberarzt Prof. Dr. Martius. (Bibl. von Coler-Schjerning, Bd. X.) gr. 8. Mit Curv. i. Text. 1902. 8 M.

Greeff, Prof. Dr. **R.,** Anleitung zur mikroskopischen Untersuchung des Auges. Zweite Aufl. 8. Mit 5 Fig. im Text. 1901. Gebd. 3 M. 20 Pf.

— — Die pathologische Anatomie des Auges. gr. 8. I. Hälfte. Mit 2 lithogr. Tafeln und 76 Textfig. 1902. 7 M. — II. Hälfte. I. Theil. Mit 3 lithogr. Tafeln und 71 Textfig. 1903. 7 M.

Gurlt, Geh. Med.-Rath Prof. Dr. **E.,** Geschichte der Chirurgie und ihrer Ausübung. Volkschirurgie. Alterthum. Mittelalter. Renaissance. gr. 8. Drei Bände. Mit 28 Tafeln, 6 Bildnissen und 19 anderen Abbildungen. 1898. 96 M.

Guttmann's, Dr. **Paul,** Lehrbuch der klinischen Untersuchungs-Methoden für die Brust- und Unterleibs-Organe herausgegeben von Privatdocent Dr. **Felix Klemperer.** Neunte verbesserte und vermehrte Auflage. gr. 8. 1904. 10 M.

Handbuch der Krankenversorgung und Krankenpflege herausgegeben von Dr. Georg Liebe, Dr. Paul Jacobsohn, Prof. Dr. George Meyer. gr. 8. In zwei Bänden. 1898—1903. 80 M.

Heim, Dr. **Max,** Die künstlichen Nährpräparate und Anregungsmitttel. Mit Berücksichtigung der Ernährungstherapie und Anhang: Diätetische Kuren. 8. Mit 6 Textfig. und 18 Tabellen. 1901. 5 M.

Henoch, Geh. Rath Prof. Dr. **Ed.,** Vorlesungen über Kinderkrankheiten. Ein Handbuch für Aerzte und Studirende. Elfte Aufl. gr. 8. 1903. 17 M.

Hirschfeld, Priv.-Docent Dr. **Felix,** Nahrungsmittel und Ernährung der Gesunden und Kranken. gr. 8. 1900. 6 M.

Hitzig, Geh. Med.-Rath Prof. Dr. **Ed.,** Physiologische und klinische Untersuchungen über das Gehirn. Gesammelte Abhandlungen. gr. 8. Mit 1 lithogr. Tafel und 320 Abbildungen im Text. 1904. 27 M.

Hoche, Prof. Dr. **A.,** Handbuch der gerichtlichen Psychiatrie. Unter Mitwirkung von Prof. Dr. Aschaffenburg, Pr.-Docent Dr. E. Schultze und Prof. Dr. Wollenberg herausgegeben. gr. 8. 1901. 20 M.

Hoppe-Seyler's weil. Prof. Dr. **Felix,** Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse für Aerzte und Studirende bearbeitet von Prof. Dr. H. Thierfelder. gr. 8. Siebente Auflage. Mit 18 Textfiguren und 1 Spectraltafel. 1903. 16 M.

Hueppe, Prof. Dr. **Ferd.,** Handbuch der Hygiene. gr. 8. Mit 210 Abb. 1899. 13 M.

Immelmann, Dr. **M.,** Röntgen-Atlas des normalen menschlichen Körpers. Folio. Mit 28 Lichtdrucktafeln. 1900. Gebunden. 32 M.

Israel, Prof. Dr. **O.,** Practicum der pathologischen Histologie. Leitfaden für Studirende und Aerzte. Zweite vermehrte Auflage. gr. 8. Mit 158 Abbildungen im Texte und 7 Tafeln. 1893. 15 M.

— — Elemente der pathologisch-anatomischen Diagnose. Anleitung zur rationellen anatom. Analyse. 8. Zweite Aufl. Mit 21 Fig. 1900. 3 M.

Juvara, Dr. **E.,** Leitfaden für die chirurgische Anatomie. gr. 8. Mit 183 Abbildungen. 1899. 8 M.

Kern, Generalarzt Dr. **B.** und Oberstabsarzt Dr **R. Scholz,** Sehproben-Tafeln. Mit besonderer Berücksichtigung des militärärztlichen Gebrauchs. 6 Tafeln und Text in einer Mappe. 1904. 3 M.

Klemperer, Prof. Dr. **G.,** Grundriss der klinischen Diagnostik. Elfte verbesserte und vermehrte Auflage. 8. Mit 64 Abbild. 1903. Gebd. 4 M.